

# MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

---

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

**CARL GEGENBAUR**

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

---

**DREIUNDZWANZIGSTER BAND.**

MIT 28 TAFELN UND 101 FIGUREN IM TEXT.

---

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1895.

Nov 38  
11

38 pts out



# Inhalt des dreiundzwanzigsten Bandes.

## Erstes Heft.

Ausgegeben am 10. September 1895.

	Seite
Clavicula und Cleithrum. Von C. Gegenbaur. (Mit 5 Fig. im Text.) . . .	1
Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier. Von B. Haller. (Mit Taf. I—VII u. 6 Fig. im Text.) . . . . .	21
Über die Entwicklung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei <i>Rana temporaria</i> . Von Ph. Stöhr. (Mit Taf. VIII—XII u. 1 Fig. im Text.).	123
Über Kernveränderungen im Ektoderm der Appendicularien bei der Gehäuse- bildung. Von H. Klaatsch. (Mit 3 Fig. im Text.) . . . . .	142

## Zweites Heft.

Ausgegeben am 12. November 1895.

Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Von E. Göppert. (Mit Taf. XIII—XVI u. 21 Fig. im Text.) . . . . .	145
Über die Persistenz des Ligamentum hepatocavoduodenale beim erwachsenen Menschen in Fällen von Hemmungsbildungen des Situs peritonei. Von H. Klaatsch. (Mit Taf. XVII u. 1 Fig. im Text.) . . . . .	218
Über die Entwicklung der Kopfvenen des Meerschweinchens. Von H. Salzer. (Mit Taf. XVIII.) . . . . .	232
Zur Morphologie der Mesenterialbildungen bei Amphibien. Von P. Mathes. (Mit Taf. XIX u. 10 Fig. im Text.) . . . . .	256
Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien. Von O. Großer und E. Brezina. (Mit Taf. XX u. XXI.) . . . . .	289
Zur Strukturlehre von Muskelindividuen. Von G. Ruge. . . . .	326

## Drittes Heft.

Ausgegeben am 20. December 1895.

Zur Entwicklungsgeschichte des N. facialis beim Menschen. Von I. Popowsky. (Mit Taf. XXII—XXIV.) . . . . .	329
Über die erste Anlage der Allantois bei Reptilien. Von H. K. Corning. (Mit Taf. XXV.) . . . . .	375
Die Sklerozonie des Humerus. Zugleich ein Beitrag zur Bildungsgeschichte dieses Skelettheiles. Von L. Bolk. (Mit 12 Fig. im Text.) . . . . .	391
Zur vergleichenden Anatomie der Unterarmarterien, speciell des Arcus volaris sublimis, Von E. Schwalbe. (Mit Taf. XXVI u. XXVII.) . . . . .	412

# Viertes Heft.

Ausgegeben am 31. December 1895.

Seite

Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Von O. Seydel. (Mit 22 Fig. im Text.) . . . . .	453
Zur Entwicklung der ventralen Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur der Vögel und Säugethiere. Von A. Fischel. (Mit Taf. XXVIII.) . . . .	544
Über die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung. Von J. C. H. de Meijere. (Mit 20 Fig. im Text.) . . . . .	562
Besprechung:	
Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere. I. Theil. Von W. Leche . . . . .	592

---

# Clavicula und Cleithrum.

Von

**C. Gegenbaur.**

---

Mit 5 Figuren im Text.

---

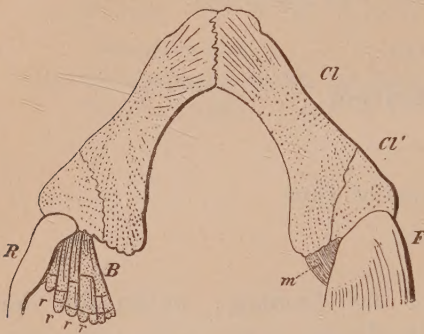
Bei den vielen Wandlungen der Deutung, welche die den Schultergürtel wie das freie Gliedmaßenskelet der Fische zusammensetzenden Gebilde im Laufe dieses Jahrhunderts erfuhren, blieb auch dem umfänglichsten Knochen des Schultergürtels eine verschiedenartige Auffassung nicht ganz erspart. Es ist jener Skeletttheil, welchen GOUAN Ende vorigen Jahrhunderts zuerst Clavicula nannte, eine Bezeichnung, die ihm erst durch L. AGASSIZ gesichert ward. Wie alle Anderen, hatte auch ich jene Deutung lange vertreten, und sie durch die Vergleichung zu begründen versucht. Wenn ich hier eine neue Erklärung unternehme, so handelt es sich dabei keineswegs um neue Thatfachen. Die hierher bezüglichen sind alle bekannt. Aber sie bedürfen einer erneuten Prüfung und vergleichenden Beurtheilung, und nur zu diesem Zwecke gehe ich auf die Beschreibung ein.

Während bei den Teleostiern die Sache ganz klar zu liegen scheint, ist sie bei den Ganoiden complicirt, indem bei den Stören an der Stelle der einheitlichen Clavicula zwei Knochenstücke bestehen, beide dermalen Abkunft, und auch völlig noch im Integumente ihre Lage bewahrend. Auch mit dem primären, knorpeligen Schultergürtel stehen beide als »Deckknochen« in Verbindung. Aber dieser Zusammenhang lässt an beiden Stücken doch eine Verschiedenheit erkennen, indem das ventrale Stück nur einem kleinen Theile jenes Knorpels auflagert, das dorsale einem viel bedeutenderen, auch in funktioneller Hinsicht wichtigeren, jenem nämlich, welcher die



Verbindung mit dem Flossenskelet besitzt. Er erscheint somit mittelbar als Stütze des Flossenskelets. Auch der ventrale ist in Stützfunktion, wenn auch etwas anderer Art. Seine Hauptbedeutung liegt in der medialen Verbindung mit dem anderseitigen Knochen, die beiden Schultergürtelhälften treten dadurch in festeren Zusammenhang (Fig. 1 *Cl*) und die Aktion der Brustflosse muss damit

Fig. 1.



Schultergürtel von *Acipenser sturio* von der ventralen Seite. An der linken Hälfte ist die Brustflosse *F* theilweise sichtbar, *m* Muskel, an der rechten Seite sind die Weichtheile entfernt, und man sieht das knorpelige Flossenskelet *B*, mit den Radien *r*, sowie lateral einen Stachelstrahl *R* des Dermal skelets, *Cl'* Clavicula, *Cl* Infraclaviculare.

an Freiheit und Sicherheit gewinnen. Im Ganzen genommen stimmt auch *Spatularia* mit *Acipenser* überein, wie ich in meinen Untersuchungen aus einander setzte. Das obere dieser beiden Stücke habe ich bei Stören »Clavicula« genannt, das untere als »accessorisches Clavicularestück« aufgefasst (Infraclaviculare), von W. K. PARKER ist es als »Interclavicula« bezeichnet.

Diese beiden Stücke bestehen auch bei *Polypterus*, und wie bei den Stören, tritt

bei *Polypterus* das Clavicula benannte innen über das Infraclaviculare, so dass letzteres das erstere zu nicht geringem Theile äußerlich verbirgt (Fig. 2 *B*). Durch dieses Verhalten hat die Clavicula eine bedeutendere Länge gewonnen. Die ventralen Enden der beiderseitigen sind einander genähert. Das Infraclaviculare ist aber nur lose mit dem Claviculare verbunden und zeigt sich noch vollständig als Hautknochen, welcher zwar median sich mit dem anderseitigen verbindet, aber noch die Funktion der medianen Vereinigung der beiderseitigen Schultergürtelhälften leistet, da die Clavicula selbst an ihrem Ende nur eine schwache mediane Verbindung besitzt. Einige zum Theile nicht unwichtige Modifikationen bietet *Calamoichthys* (s. W. K. PARKER, Shouldergirdle, pag. 16). Die Clavicula ist auch hier der bedeutendste Knochen, dessen Ventralende von einer Knochenplatte von außen her bedeckt wird, welcher dem Infraclaviculare des *Polypterus* entspricht. Sie bildet eine mediane Verbindung und fügt sich hinter ein ähnliches, größeres Knochenplattenpaar (*Jugularia*), welches auch bei *Polypterus* vorkommt. Hier ist es, wie schon

JOH. MÜLLER darstellte, schmal und lang, und liegt auch in weiterer Entfernung vom Infraclaviculare. Den Befund bei Calamoichthys werden wir als den primitiveren erkennen, wenn wir auf die hier bestehende größere Gleichartigkeit beider Paare Werth legen (vgl. W. K. PARKER'S Abbildung l. c.). Zwischen dem oberen Ende des Infraclaviculare und dem unteren des Clavicularstückes tritt an der Außenseite das Claviculare selbst ein plattenförmiger Theil an die Oberfläche, nach PARKER doppelt so groß als eine der »Ganoidenschuppen« des Rumpfes. Dies ist der einzige Theil, mit welchem die Clavicula an die Oberfläche gelangt (Ganoinregion der Clavicula nach PARKER). Eine solche Region kommt auch Polypterus zu, aber viel ausgedehnter als bei Calamoichthys. Der primäre Schultergürtel, von ähnlicher Form wie bei Polypterus, aber noch ohne Ossifikation, ist bei Calamoichthys an der gleichen Stelle der Clavicula befestigt.

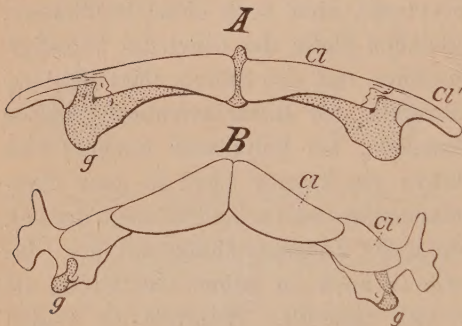
Die Vergleichung der Polypterinen mit den Stören zeigt bei letzteren primitivere Zustände. Clavicula und Infraclaviculare erhalten sich bei Stören als reine Hautknochen, bei Polypterus befindet sich noch ein großer, bei Calamoichthys ein kleiner Theil in ganz oberflächlicher Lage, und das Infraclaviculare ist in beiden noch dermal, bietet aber bei Polypterus etwas mehr Zusammenhang mit der Clavicula als bei Calamoichthys, wie es auch in seiner Gestaltung als der Clavicula minder angepasst sich darstellt. Während die beiden in Rede stehenden Knochen bei den Stören sich im Ganzen mehr gleichartig verhalten, sind sie bei Polypterinen differenzirter, und zwischen Clavicula und Infraclaviculare ist ein vollständiger Gegensatz ausgeprägt. Am meisten trifft sich das bei Calamoichthys, und zwar dadurch, dass das Infraclaviculare sich auf tieferer Stufe erhält.

In etwas anderem Verhalten stellen sich die Dipnoer dar. In der Erhaltung des primären Schultergürtels übertreffen sie die Polypterinen, man kann sogar sagen auch die Störe, in so fern bei den letzteren keine mediane Verbindung der beiderseitigen Hälften mehr besteht, wie sie noch Ceratodus und Protopterus besitzen, damit an das Verhalten der Selachier erinnernd. Dieser ventrale Abschnitt ist aber nur median von stärkerer Beschaffenheit. Er bildet bei Ceratodus einen vorderen Vorsprung. Lateral davon verdünnt sich der Knorpel zu einer Platte und geht einwärts in eine Leiste (c Fig. 3) über, welche an einem Theile ihrer vorderen Fläche von Knochen bedeckt wird. Hinten und medial gerichtet sieht man die Leiste in einen massiveren Knorpeltheil fortgesetzt, welcher zum



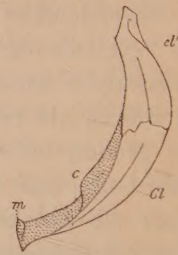
Schultergelenkkopf ausläuft, und darüber hinaus noch eine Strecke weit sich fortsetzt. Dieser primitive Schultergürtel ist also durchaus nicht mehr ganz in primitivem Verhalten. Auch bei *Protopterus* ist er es nicht, wenn auch in anderer Weise. Nur die mediane Vereinigung und die knorpelige Beschaffenheit deuten jenen primitiven Zustand an. Von den knöchernen Theilen tritt die *Clavicula* (*Cl'*) von oben her auf den Knorpel und umfasst sein oberes Ende am meisten vorn und medial, an dieser Fläche so weit herabreichend, dass der Gelenkkopf des Schulterknorpels (Fig 2 *A.g*) noch im Bereiche dieses Knochens liegt. Das *Infraclaviculare* ist ventral am meisten entfaltet, dem

Fig. 2.



Schultergürtel A von *Ceratodus*, B von *Polypterus* von der Ventralseite. *g* Schultergelenkkopf.

Fig. 3.



Rechte Hälfte des Schultergürtels von *Ceratodus* von der medialen Seite. *c* Leiste des Schulterknorpels, *m* Durchschnitt des Knorpels.

ventralen Theile des Schulterknorpels aufgelagert, aber nicht in Kontakt mit dem anderseitigen, so dass die mediale Vereinigung noch durch den knorpeligen oder primären Schultergürtel geleistet wird. Dagegen erstreckt sich das *Infraclaviculare* von hinten her mit einem schmalen Wulste auf den Knorpel und springt mehr seitlich über den nur theilweise umschlossenen Schulterknorpel vor, der medial und vorn am vollständigsten übersehen werden kann (vgl. Fig. 3)<sup>1</sup>. Hier erblickt man zugleich die Grenze beider Knochen, welche wie eine Naht sich ausnimmt. GÜNTHER hat das bereits gesehen und abgebildet. An der Außenseite sind beide Knochen an einer nicht sehr breiten Stelle unter einander in engerem Zu-

<sup>1</sup> Das *Infraclaviculare* tritt am Vorderrande gegen den Gelenkknorpel zu auf einer sich verdünnenden Lamelle auf die mediale Fläche, und umfasst hier scheidenartig einen Theil des Schulterknorpels. Der letztere ist in größter Ausdehnung an der hinteren Seite des gesamten Schultergürtels sichtbar.

sammenhang. Es will mir scheinen, als ob beide Knochen hier synostotisch verbunden seien. Das führt zu Protopterus, bei welchem der Knochen einheitlich den primären Schulterknorpel umscheidet. WIEDERSHEIM hält das für den primitiven Zustand, ich sehe darin einen sekundären, denn auch abgesehen von der Stellung beider Dipnoer zu einander, die Clavicula, wie wir sie bis jetzt hießen, ist bei Stören, Ceratodus und den Polypterinen ein homodynames Gebilde, und eben so besteht Homodynamie zwischen dem die Clavicula mit dem Cranium verbindenden Hautknochen, meinem Supraclaviculare, welchen WIEDERSHEIM bei Dipnoern Suprascapula oder Scapula heißt. Der Ausgang kann, nach dem oben Bemerkten, also nicht bei Protopterus gesucht werden, jener einheitliche Schultergürtelknochen ist weder Clavicula (wie ich ihn früher auffasste) noch Infraclavicular, vielmehr beides zusammen, und bietet damit eine Besonderheit, welche dem Charakter der Dipnoer entspricht. Ceratodus hat den älteren Zustand bewahrt, und aus einem solchen entstand das Verhalten von Protopterus.

Hier sind also wieder andere Formzustände im Bestande der Theile gegeben, allein in der Hauptsache besteht Übereinstimmung. Den Verschiedenheiten entspricht die große Divergenz zwischen Stören, Polypterinen und Dipnoern. Dadurch erlangt aber das Gemeinsame einen um so größeren Werth. Es beruht vorwiegend in der mit der Formverschiedenheit einhergehenden funktionellen Änderung der Theile.

In drei überaus divergenten Abtheilungen der Fische, d. h. in solchen, welche ihren uns unbekannten Stammvater in weit zurückliegenden Zuständen besessen haben müssen, begegnen wir im Bereiche des Schultergürtels für die Hauptsache gleichartigen Befunden in sehr differenter Ausbildung. Der primäre Schultergürtel erhält sich knorpelig bei Stören und Dipnoern, bei den ersteren jederseits getrennt, bei den letzteren in medianer Verbindung. Auf ein geringes Volum reducirt besitzen ihn die Polypterinen, bei der einen Gattung ist er rein knorpelig (Calamoichthys), bei der anderen mit zwei Ossifikationen versehen (Polypterus). Ein starker Gelenkkopf zeichnet ihn bei beiden aus, wie auch die Dipnoer einen solchen besitzen. Aber bei diesen erhält sich das Schultergelenk auf tieferer Stufe, indem die Gelenkhöhle noch fehlt, und ligamentöse Masse vom Gelenkkopf zum Basalstück der freien Gliedmaße zieht.

Der sekundäre, dem Hautskelet entsprungene Schultergürtel zeigt sich in Beziehung zum primären mit zwei knöchernen Stücken



bei allen in Betracht gezogenen Formen. Clavicula und Infraclavicularae zeigen aber nicht mindere Veränderungen als der primäre Schultergürtel sie bot. Die »Clavicula« ist durch ein Supraclavicularae dorsal mit dem Cranium im Zusammenhange und hat ventral das Infraclavicularae im Anschluss, lose bei den Polypterinen, inniger bei den Stören und fest verbunden bei den Dipnoern, von denen Ceratodus bestimmte Trennungsspuren trägt. Damit geht zugleich der successive Verlust des dermalen Charakters einher, welcher auch das Infraclavicularae betrifft.

Am meisten ist die Clavicula der Polypterinen verändert, sie strebt, ventral sich verlängernd, die mediane Vereinigung an, welche bei den Stören durch das Infraclavicularae besorgt wird. Auch bei Ceratodus trifft sich nur das Infraclavicularae auf diesem Wege, und damit entfernen sich die Störe und Dipnoer weit von den Polypterinen, bei welchen hierin nähere Beziehungen zu den übrigen Ganoiden bestehen.

Bei Amia und Lepidosteus ist das Infraclavicularae verschwunden, die zu dieser Reduktion führenden Stadien sind uns unbekannt. Dagegen erscheint wie bei den Teleostiern<sup>1</sup> die Clavicula in völlige mediane Vereinigung gelangt, so dass sie selbst die Funktion des Infraclavicularae übernommen hat. Die mediane Vereinigung der beiderseitigen Claviculae bietet bekanntlich bei Teleostiern zahlreiche Modifikationen in ihrer Ausbildung, aber man erkennt in allen die Wichtigkeit dieser der Festigung des Schultergürtels dienenden Einrichtung. Die Clavicula trägt dabei stets den primären Schultergürtel. Bei Stören und bei Dipnoern ist dieses ihre ausschließliche Bedeutung, da die andere, der mediale Zusammenschluss, vom Infraclavicularae besorgt wird.

So läuft eine Reihe von Zuständen des sekundären, aus Hautknochen hervorgegangenen Schultergürtels von den Stören zu Polypterinen und Teleostiern, und indem wir erst bei den letzteren die Clavicula ihren vollen ventralen Zusammenschluss erlangen und ausbilden sehen, werden wir dieses als einen späteren Zustand beurtheilen müssen, gegenüber jenem, welchen Störe und Dipnoer besitzen. Auch in der Ontogenese der Knochenfische blieb noch ein

---

<sup>1</sup> Für manche Clupeiden werden solche ins Bereich der Infraclavicularia fallende Hautknochen angegeben, so bei Elops und Megalops. Es sind aber unpaare, weiter nach vorn gelegene Platten (wie eine solche auch Amia besitzt), so dass wir sie hier anschließen müssen.

Theil jenes phyletischen Ganges erhalten, indem das erste Auftreten des Knochens am primären Schultergürtel statt hat, und von da aus erst allmählich eine ventrale Fortsetzung bis zur Erreichung der medianen Verbindung ausbildet. Der funktionelle Schwerpunkt der Clavicula kann also, auch wenn von ihrer Ontogenese ausgegangen wird, nicht in dem ventralen Zusammenschluss liegen, sondern in der Stützbildung für den Schultergürtelknorpel, auf dem sie sich anlegt. Die Ventralverbindung ist ein späterer Erwerb, der an das Schwinden des Infraclaviculars anknüpft. Dass auch bei Dipnoern (*Ceratodus*) am primären Schulterknorpel zwei Belegknochen vorkommen, ist gleichfalls von Belang. Wenn dieselben auch ein anderes Verhalten zum Knorpel darbieten, indem sie sich inniger anschließen und ihn theilweise umfassen, so können sie doch von Clavicula und Infraclaviculars abgeleitet werden und deuten an, dass diesen beiden Stücken eine größere Verbreitung zukam. Bis hierher ergab sich kein zwingender Grund, die Deutungen der Theile zu ändern, es fragt sich nun, wie jene durch die Vergleichung mit höheren Zuständen die Probe bestehen.

Andere Verhältnisse treffen wir bei den pentadaetylen Wirbelthieren. Es besteht hier die Clavicula aus einem ventral gelagerten Skelettheile, der seine dermale Abstammung noch deutlich bei den Stegocephalen durch sein Relief bekundet. Bei den lebenden Amphibien hat er dieses Zeugnis verloren (Anuren), oder es ist sogar gänzlich geschwunden (Urodelen). Es wird aber bei den ältesten Amphibien, den Stegocephalen, eine mediane Verbindung beider Claviculae durch einen unpaaren, gleichfalls dermalen Skelettheil, das Episternum, vermittelt, welches darin Verhältnisse erkennen lässt, die, weil sie, auch bei Reptilien wiederkehrend, in größerer Verbreitung bestanden haben müssen. Jedenfalls ist aus dem Verhalten der Clavicula bei Anuren und bei Lacertiliern zu ersehen<sup>1</sup>,

<sup>1</sup> Bei der hier behandelten Frage habe ich keinen Grund, auf die Auffassung der Clavicula einzugehen, wie sie von GOETTE ausging und auch von Anderen wie WIEDERSHEIM Verbreitung fand. Ich sehe in jener Darstellung die von mir gegebene Deutung in keiner Weise widerlegt. Wenn die dermale Clavicula sich später knorpeliger Theile des primären Schultergürtels bemächtigt, wie bei den Anuren des Procoracoid, so folgt daraus nicht, dass jener Knorpel eine Clavicula sei, auch da, wo die dermale Clavicula gar nicht mehr vorkommt (Urodelen). Ein näheres Eingehen auf diese Fragen verbietet der Zweck dieser Mittheilung.

dass hier derselbe Skeletttheil vorliegt, welchen CREDNER bei den Stegocephalen als Clavicula bezeichnet hat.

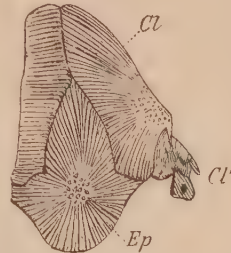
Bei der Vergleichung mit Fischen muss auffallen, dass in allen diesen Fällen bei Pentadactylen die Clavicula nur ventral entfaltet ist. Es ist der Theil, welcher bei Teleostiern erst später gebildet wird, und daraus erwächst die Frage, ob die Clavicula der Teleostier und auch jene von *Amia* und *Lepidosteus* mit der Clavicula der Stegocephalen homolog sei. Die Vergleichung beider lehrt nun das Gegentheil. Die Clavicula dieser Amphibien hat weder eine dorsale Erstreckung, noch trägt sie den primären Schultergürtel wie bei den genannten Fischen. Eben so wichtig ist aber auch, dass die Teleostier sammt jenen genannten Ganoiden als direkte Vergleichungsobjekte mit Amphibien nicht dienen können, denn sie besitzen bereits eine von den Vorfahren dieser divergente Organisation. Wir werden uns daher zu tiefer stehenden Fischen zu wenden haben, wobei vor Allem die Störe und Polypterinen in Betracht kommen müssen. Wir sahen, dass die Störe in ihrem Clavicularapparat zwei (das Supraclaviculare braucht hier nicht in Berücksichtigung zu kommen) an einander stoßende Knochen besitzen, davon der eine, obere, dem das Flossenskelet tragenden Abschnitt des primären Schultergürtels anlagert, der andere, untere dagegen eine mediane Verbindung mit dem anderseitigen eingeht. Da das Gleiche auch bei Polypterinen stattfindet, so wird kein Zweifel bestehen, dass bei diesen nicht der obere Skeletttheil, den wir als »Clavicula« bezeichneten, sondern vielmehr der untere, das Infraclaviculare, der Clavicula der Stegocephalen morphologisch und auch physiologisch entspricht.

Die Clavicula der Stegocephalen erfüllt alle Bedingungen für die Aufstellung einer kompletten Homologie mit dem Infraclaviculare jener Ganoiden. Lage, Verbindung und dermale Abstammung begründen dies. Nur der nicht völlige mediane Zusammenschluss bei einem Theile der Stegocephalen in Folge des vorhandenen Episternums könnte als ein allerdings ziemlich leichtfertiger Einwand erhoben werden. Es haben sich aber bei einem anderen Theile der Stegocephalen (bei Labyrinthodonten) Zustände erhalten, in welchen die beiden als ansehnliche Hautknochenplatten erscheinenden Claviculae in direkter medianer Verbindung stehen (Fig. 4) und mit ihrem Hinterrande zugleich die Episternalplatte zwischen sich fassen (*Metopias diagnosticus* H. v. Meyer). Auch bei *Archegosaurus* spricht sich ein ähnliches Verhalten aus. Die ebenfalls plattenförmigen Claviculae sind dem Vorderrande des rhombischen Episternum



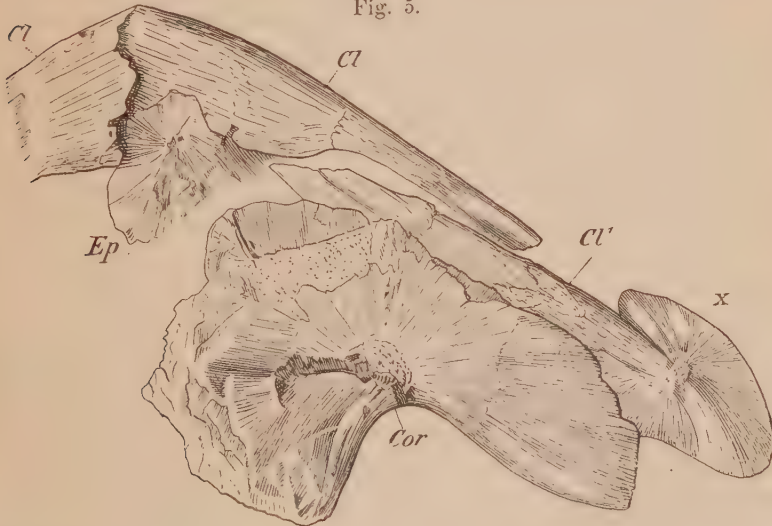
angelagert und laufen vor demselben in Spitzen aus, von denen zweifelhaft ist, ob sie sich gegen einander verbinden. Von größtem Interesse ist der Befund bei *Sclerocephalus labyrinthicus*, wie ihn CREDNER im X. Theile seiner *Stegocephalenforschung*<sup>1</sup> bekannt gemacht hat. Hier bestehen beide Claviculae in mächtiger medianer Verbindung (Fig. 5 *Cl*). Eine Episternalplatte schließt sich dieser zwar an, scheint jedoch — abgesehen von Defekten ihres Erhaltungszustandes — von geringem Umfange gewesen zu sein, so dass die Hauptfunktion der medianen Festigung des Schultergürtels schon in der direkten Clavicularverbindung beruhte. Hier liegt ein Zustand vor, aus welchem die Bedeutung der Clavicularsymphyse als etwas Primitives hervorleuchtet. Das Episternum spielt eine viel geringere Rolle als in den anderen Fällen, die ich vorhin besprach, und es wird zugleich an

Fig. 4.



Schultergürtel von *Metopias diagnosticus* aus einer Abbildung in ZITTEL's Handb. der Paläontologie. *Cl* Clavicula, *Cl'* Cleithrumfragment, *Ep* Episternum.

Fig. 5.



Schultergürtel von *Sclerocephalus labyrinthicus* nach CREDNER (1/2). *Cl* Clavicula, *Cl'* Cleithrum, *Ep* Episternum, *Cor* Coracoid.

jene bei Fischen vorhandenen Einrichtungen erinnert, in denen die sogenannten Infraclavicularia ausschließlich die Medianverbindung

<sup>1</sup> Zeitschrift der deutsch. geol. Gesellsch. Bd. XXXIII (1881) — XLV (1893).

herstellten. Die Konkurrenz der Clavicularverbindung mit der Episternalplatte zeigt sich somit in mannigfaltiger Weise, und lässt in ihren Variationen die Unterordnung des medialen Verhaltens der Clavicula erkennen, gegenüber der Beständigkeit der übrigen Befunde. Auch bei Lacertiliern besteht bald nur ein Anschluss an das Episternum, bald kommt es vor dem letzteren zu einer Medianverbindung der Claviculae.

Auch die Vergleichung der Clavicula der Stegocephalen mit jener der Fische lehrt, dass bei den letzteren nur die mit einem Infraclavicularse versehenen ein der Clavicula homodynames Skeletstück besitzen, nämlich im Infraclavicularse selbst, und dass das bisher als Clavicula aufgefasste keineswegs der Clavicula pentadactyler Wirbelthiere entspricht. Zweierlei Gebilde tragen den gleichen Namen; daraus entspringt das Bedürfnis einer Änderung der Benennung. Ich nenne daher den bei den Fischen bisher als Clavicula geltenden Knochen *Cleithrum*<sup>1</sup> und belasse die Clavicula der pentadactylen Wirbelthiere in ihrem alterworbeneu Namensrecht.

Das *Cleithrum* ist also der bei Fischen vorherrschende Theil des Clavicularapparates und trägt immer den primären Schultergürtel. Bei den Stören hat sich das *Cleithrum* wenig ventralwärts erstreckt und die Clavicula tritt in eine mediane Symphyse. Es besteht hier in gewissem Sinne ein Zustand der Indifferenz, und beide Knochen verhalten sich zum primären Schultergürtel im Allgemeinen gleichartig. Noch innerhalb der Ganoiden erlangt das *Cleithrum* eine ansehnliche ventrale Verlängerung, wodurch es mit der Clavicula in Wettbewerb tritt. Dieses zeigt sich schon bei Polypterinen, deren Clavicula zwar besteht und die Medianverbindung darstellt. Aber das Volum dieses Knochens ist in Vergleichung mit den Stören gemindert oder vielleicht noch nicht völlig ausgebildet, und bei anderen Ganoiden ist das *Cleithrum* wie bei allen Teleostiern zur Alleinherrschaft gelangt, und die echte Clavicula ist dafür verschwunden. Bei *Ceratodus* wäre demgemäß das obere Stück dem *Cleithrum*, das ventrale der Clavicula homodynam, wie eine Vergleichung der Figg. 1 und 2 versinnlicht. Der bei *Protopterus* einheitliche, den Schulterknorpel umfassende Knochen, den ich Clavicula genannt hatte, zu einer Zeit, da *Ceratodus* noch unbekannt war, wäre als jene beiden, bei *Ceratodus* noch medial getrennten Knochen

<sup>1</sup> Κλεῖθρον, Schloss, Riegel.

umfassend, anzusehen. Er begriffe in seinem oberen Abschnitt noch das Cleithrum, doch dürfte das noch nicht mit voller Sicherheit zu behaupten sein<sup>1</sup>.

Der morphologische Werth des Cleithrum kann durch den Nachweis seines Bestehens auch in höheren Abtheilungen eine Stütze empfangen. Das ist bei den Stegocephalen zu versuchen. Zwar liegt auch hier für das gesammte Schultergerüst wegen des Mangels erhaltener Knorpeltheile nur unvollständiges Material vor, aber das wird einigermaßen kompensirt durch die relativ gute Erhaltung der knöchernen Reste, deren Kenntniss CREDNER's Arbeiten zu danken ist. Besonders ist *Sclerocephalus labyrinthicus* durch erhaltene Knochenverbindungen ein günstiges Objekt, namentlich so weit Hautskelettheile in Betracht kommen (Fig. 5). Außer dem auch als Brustkehlplatte bezeichneten Episternum und der auch als »Seitenplatte« aufgeführten Clavicula sind wie bei anderen Stegocephalen noch zwei Knochenpaare vorhanden mit unsicherer Deutung und demgemäß auch wechselnder Benennung: Das eine bietet allgemein nähere Beziehungen zur Clavicula, indem es nicht nur in deren Richtung liegt, sondern auch oft ihr so genähert ist, dass man die Annahme eines theilweisen Anschlusses nicht zurückweisen kann. Der Knochen ward von CREDNER als *Scapula* beschrieben; als »Procoracoid (Clavicula)« bezeichnet ihn ZITTEL. Klarer als bei Anderen ist sein Verhalten bei *Sclerocephalus labyrinthicus* zu erkennen. An ihm müssen zwei Abschnitte unterschieden werden, ein dorsaler und ein ventraler. Der erstere Abschnitt zeigt eine abgerundete Plattenform (s. Fig. 5 *Cl' x*), von welcher eben der vorgenannte ventrale

<sup>1</sup> Die Verschiedenheit des Schultergürtels von *Ceratodus* und *Protopterus* steht im Zusammenhang mit jener der freien Gliedmaße beider. Das bei *Ceratodus* mächtigere Organ ist reducirt. Der obere Abschnitt ist bei *Protopterus* in Vergleichung mit *Ceratodus* verkürzt, und der hier am Schulterknorpel liegende, das Schultergelenk tragende Vorsprung stellt sich anders als bei *Ceratodus* dar. Diese Verhältnisse können den Gedanken entstehen lassen, dass hier das Cleithrum ganz verschwunden sei. Ich halte aber auch dabei Vorsicht für nöthig, denn jener Knochen steht auf gleiche Art mit dem sogenannten Supraclaviculare in Verbindung wie das Cleithrum von *Ceratodus*, und es ist wenig wahrscheinlich, dass bei einer solchen Verbindung ein völliger Ausfall eines Theiles sich zugetragen habe. *Lepidosiren*, den man in Folge von EHLERS' Mittheilungen wohl nicht mehr länger mit *Protopterus* zusammenwerfen wird, scheint sich bezüglich des Schultergürtels ähnlich wie *Protopterus* zu verhalten, wie aus der Darstellung von TH. W. BISCHOFF hervorgeht.

Abschnitt wie der Stiel von einer Schaufel ausgeht. Dieses nach *Sclerocephalus* dargestellte Verhalten ist auch, minder deutlich zwar, bei kleineren Formen zu erkennen. Von der Platte an bis fast zum Stielende besteht hinterwärts ein enger Anschluss an den anderen noch nicht besprochenen Knochen (Fig. 5 *cor*), und eben so legt sich wohl auch die *Clavicula* dem fraglichen Knochen an, derart, dass sie einen Theil von dessen Außenfläche bedeckte, wie man aus dem erhaltenen Exemplar erkennen kann (vgl. Fig. 5). *CREDNER* giebt die Verbindung als eine von der rinnenförmigen Hohlkehle der *Clavicula* gebildete Umfassung an, jedenfalls liegt die *Clavicula* hier oberflächlicher als der von ihr umfasste Stiel, der medial sich unter sie schiebt.

Der Deutung dieses Knochens hat die Prüfung des anderen vor- auszugehen. Seine Form trifft sich in der Hauptsache auch bei anderen *Stegocephalen*, allein der lateral resp. hinten einspringende Winkel ist bei diesen viel weniger beträchtlich als bei *Sclerocephalus*, bei manchen sogar nicht vorhanden. Gewiss mit vollem Rechte sieht man in diesen Knochen einen Abkömmling des sekundären Schultergürtels, und man wird sich vorstellen dürfen, dass er sowohl ventral als auch dorsal, und zwar gegen die Schaufelplatte zu, eine knorpelige Ergänzung trug. *CREDNER* bezeichnet diesen Skelettheil als *Coracoid*. An ihm scheint auch die Pfanne für den Humerus sich befunden zu haben, wie aus der Lage des letzteren nach *CREDNER* hervorgeht. Leider blieb die Pfannenregion nicht sicher bestimmbar. Aber jene Deutung wird aufrecht zu halten sein, zumal kein anderer Skelettheil vorkommt, welcher auf den primitiven Schultergürtel beziehbar wäre. Auch das von *CREDNER* monirte Vorkommen eines Loches (*Foramen coracoideum*) in demselben Knochen bei anderen Formen ist belangreich. Dagegen ist eine Schwierigkeit vorhanden, welche die striktere Anpassung als *Coracoid* modificiren muss. Wenn nämlich, wie es nach *CREDNER* den Anschein hat, die Gelenkpfanne in der Mitte der Länge der Platte liegt, etwa dem von beiden Theilen der Platte gebildeten Winkel entsprechend, so ist der Knochen kein reines *Coracoid*, nicht jener Skelettheil, wie er aus der Ossifikation des ventralen Abschnittes des knorpeligen Schultergürtels bei anuren Amphibien und auch bei manchen Urodelen hervorgeht, sondern er muss auch noch mit seinem dorsalen Abschnitte einem Theile der *Scapula* entsprechen. Das gesammte Verhalten des Knochens kommt vielmehr mit jenem Zu-



stande überein, da Scapula und Coracoid nicht durch diskrete Stücke vertreten sind<sup>1</sup>.

Mag man den Knochen Coracoid nennen, da sein größerer Umfang in jener Richtung liegt, so wird man aber doch auch an ihm eine scapulare Portion unterscheiden müssen, wenn diese auch nur von der coracoidalen Ossifikation aus entstanden ist. Es ist übrigens von untergeordneter Bedeutung, in welcher Art man einen scapularen oder einen »coracoidalen« Antheil von Knochen findet, die Hauptsache bleibt, dass er dem primären Schultergürtel entspricht.

Welche Deutung beansprucht nun der andere, oben nur in Gestalt, Lage und Verbindungen besprochene Knochen, den CREDNER als Scapula aufgefasst? Ich glaube kaum, dass diesem Skelettheile ein Recht auf jene Deutung zukommt, wenn es nicht darin liegt, dass bei der Auffassung des Schulterknochens als Coracoid ihm nur noch jene Benennung übrig bleibt. Ich will dabei nicht verkennen, dass die Entfaltung des Knochens in dorsaler Richtung und seine terminale Verbreiterung an ein Schulterblatt erinnern kann, aber nur ganz im Allgemeinen. Jede genauere Prüfung und die Rücksichtnahme auf das sogenannte Coracoid führt von der Vorstellung einer Scapula ab. Scapula und Coracoid, welche als Ossifikationen eines und desselben Knorpels erscheinen, können nicht in jenen beiden Knochen gesucht werden, davon der eine ein dermalter Knochen ist,

<sup>1</sup> Das Verhalten der Ossifikation am primären Schultergürtel der Urodelen ist noch sehr schwankend. Immer ist es der scapulare Theil des Knorpels, welcher zuerst ossificirt. Er ist allein knöchern bei Proteus und Menobranthus, und der Pfannentheil bleibt noch knorpelig. Bis in die Pfanne schreitet die Verknöcherung bei Cryptobranchus und Menopoma vor. Auf das Coracoid gelangt sie bei Salamandra und Lissotriton. Aber es erscheinen Abgrenzungen, welche bei alten Salamandern verschwinden. Völlig getrennte Ossifikationen erhalten sich für Scapula und Coracoid bei Amphiuma und Siren (W. K. PARKER, Shouldergirdle, op. cit.). Da das letztere Verhalten auch bei den Anuren besteht, könnte es als das primitivere gelten, zumal auch am primären Schultergürtel von Polypterus zwei diskrete Verknöcherungen vorhanden sind, die auch bei Teleostiern bestehen. Dann wäre der Befund bei Stegocephalen nur als Scapula zu deuten, wie dieses zuerst von FRITSCH geschah. Es fragt sich aber, ob daraus, dass jene »Scapula« ein einheitlicher Skelettheil ist, geschlossen werden muss, dass sie nun der Scapula der recenten Amphibien entspräche, denn es muss daran gedacht werden, dass das von CREDNER erwähnte Loch bei gewissen Stegocephalen auf ein Coracoid verweist, als welches der Knochen von letzterem Forscher bezeichnet wurde. Aus all Diesem geht hervor, dass jener Knochen beiderlei Stücke vorstellt, wofür im Verhalten recenter Urodelen, wie oben aufgeführt, sich Andeutungen erhalten haben.



denn er besitzt eine der Clavicula ähnliche Beschaffenheit. Dass er sich der Länge nach dem Coracoid anlagert, trifft sich bei keiner Scapulabildung. Aus dieser Anlagerung ist zugleich ersichtlich, dass er nicht eine mit dem »Coracoid« gemeinsame Skelettbildung vorstellt. Wenn wir Scapula und Coracoid als Ossifikationen eines einheitlichen Schulterknorpels entstehen sehen, so können jene beiden Knochen doch nicht in getrennten Theilen gesucht werden, von denen der eine als ein dermalter Knochen erscheint.

Da somit die Scapula nicht mehr in Frage kommt, besteht noch das Cleithrum, und für dieses treffen alle Befunde, welche gegen die Scapula sprechen. Es verlängert sich längs der Innenseite der Clavicula, die es gegen die Verbindung mit dem Episternum begleitet, und schmiegt sich zugleich dem primären Schultergürtel an. Aus Beidem treten die Beziehungen des Cleithrums der Fische klar hervor. Die bedeutende Volumenfaltung des primären Schultergürtels korrespondirt der schlanken Gestalt des Cleithrums, welches einen Theil seiner Funktion an jenen übertrug, so dass ihm wesentlich die Verbindung des ersteren mit der Clavicula geblieben ist. Ob die schaufelähnliche, dorsal dem Cleithrum angefügte Bildung (Fig. 5 *x*) ursprünglich dem Cleithrum angehört, möchte ich als nicht völlig sicher betrachten. Das Stück setzt sich so vom schlanken Theile des Cleithrums ab, dass an eine Selbständigkeit gedacht werden könnte, wenn nicht jener Theil des Cleithrums der Fische mancherlei aus den Beziehungen zum Nachbarskelet entspringende Fortsatzbildungen besäße. Aus der Beschaffenheit des oberen Cleithrumendes geht aber jedenfalls hervor, dass der Schultergürtel damit nicht frei auslief, sondern dass er hier eine Befestigung oder doch Anfügung an dem Cranium besaß, wie es ähnlich bei Fischen mittels Supracleithralia (Supracleicularia der Früheren) vorkommt.

---

Im Clavicularapparat der Anamnia unterscheide ich somit zwei, divergente Richtungen einschlagende Skelettheile, welche beide dem primären Schultergürtel anlagern. Der dorsal befindliche ist das Cleithrum. Es trifft sich an dem durch die Artikulation mit der freien Gliedmaße ausgezeichneten Schultergürtelabschnitte bei Stören und bleibt in diesen Beziehungen auch nach Reduktion des Ventraltheiles (der Clavicula) bei den Ganoiden und den Teleostiern, wobei es zugleich in ventrale Verlängerung kommt. Dadurch gewinnt

es bei den Genannten die ventrale Medianlinie und ebenda Verbindung mit dem anderseitigen, was den Knochen bisher als Clavicula deuten ließ. Bei den Amphibien haben nur die Stegocephalen das Cleithrum bewahrt<sup>1</sup>. Es zeigt darin ein primitiveres Verhalten als die Mehrzahl der Ganoiden und alle Teleostier, dass es nicht zur medianen Symphyse gelangt und dadurch an das Verhalten bei Stören erinnert. Es schließt sich aber, wie es bereits bei diesen begonnen hatte, der medialen Seite der Clavicula an, und behält auch seine alterworbene Verbindung mit dem primären Schultergürtel. Die recenten Amphibien entbehren des Cleithrums, ein Theil davon auch der Clavicula (Urodelen), und lassen über das Schicksal dieser Knochen nichts Sicheres erkennen.

Der zweite claviculare Skelettheil ist die Clavicula selbst. Ihr kommt bei den Stören die mediane Verbindung zu, auch bei den Polypterinen, bei denen jedoch schon das Cleithrum in jener Beziehung den Wettstreit begonnen und fast siegreich zu Ende geführt hat, denn die beiden Cleithren kommen mehr zu medianer Vereinigung. Die Rolle der Clavicula ist nach der vom Cleithrum erlangten Oberherrschaft im Schultergürtel beendet. *Amia* und *Lepidosteus* bezeugen, dass dieses schon bei den Ganoiden geschieht. Aber es muss bei diesen der Besitz einer Clavicula oder eines sie darstellenden Hautknochens verbreiteter gewesen sein, wie aus der bedeutenden Divergenz des Organismus der Störe, Dipnoer und der Polypterinen hervorgeht, und nicht minder aus dem Verhalten der Amphibien. Dass sie bei diesen kein neuer Erwerb ist, lehren die Stegocephalen, deren gesammter Schultergürtel, wie oben gezeigt, von jenem der Fische mit Clavicula sich ableiten ließ. Alle Bestandtheile des

<sup>1</sup> Die verschiedenen neueren Deutungen der Bestandtheile des Schultergürtels der Stegocephalen stelle ich hier zusammen.

Primärer Schultergürtel	FRITSCH Scapula	ZITTEL Scapula	CREDNER Coracoid
Cleithrum	(Coracoid) Clavicula	Praecoracoid	Scapula
Clavicula	seitliche Kehlbrust- platte (Clavicula) Coracoid	seitliche Kehlplatte (Clavicula)	Clavicula
Episternum	mittlere Kehlbrust- platte Interclavicula	Entosternum Mittelplatte	Episternum

Schultergürtels treffen sich da genau in demselben Verhalten, wie es jene niederen Fische besitzen, aber doch wieder so bedeutend verändert, dass man nur durch genaue Prüfung die Gleichartigkeit mit jenen erkennt. Was will das auch besagen, dass das Einzelverhalten bei Stegocephalen nicht in allem Detail mit dem jener Fische stimmt! Sind doch auch bei diesen recht bedeutsame Verschiedenheiten im Einzelnen, so dass die Stegocephalen darin gegen jene Anderen nichts Neues mehr darbieten. Dadurch werden die morphologischen Kriterien schärfer, weil jene Verschiedenheit das Hauptsächliche, Allgemeine, vom Nebensächlichen, Besonderen, trennen lehrt.

Die Erhaltung der Clavicula bei den Stegocephalen erscheint mit der Existenz eines Episternum verknüpft. Als unpaares Element fehlt dieser Skelettheil den Fischen. Wohl aber finden sich vor den die Claviculae repräsentirenden Hautknochen paarige Hautknochen an derselben Stelle bei Polypteren vor, und befinden sich in medianer Verbindung. Es wäre übereilt, daraus die unpaare Knochenplatte abzuleiten, die das Episternum der Stegocephalen vorstellt. Für eine mediane Verbindung, zunächst durch Anschluss der Claviculae, müssen paarige Knochenstücke ungünstiger erscheinen als ein unpaarer Knochen, da erstere selbst erst des Zusammenschlusses bedürfen. Daher ist wahrscheinlich, dass die Episternalplatte stets in jenem einheitlichen Zustande sich befunden habe, etwa in der Art, wie bei den Amiaden eine unpaare Kehlplatte vorkommt. Ob die Erlangung des Anschlusses an die Episternalplatte ein Causalmoment für die Erhaltung der Clavicula bildete, ist nicht gewiss, aber das kombinierte Vorkommen beider Theile muss auffallen, und die Fortsetzung dieses Verhaltens zu den Reptilien begründet eine ursprünglich bedeutende Verbreitung derselben als nothwendige Voraussetzung. Thatsächlich geht die Einführung der Clavicula in höhere Abtheilungen mit dem Episternum einher, wenn auch da und dort, wie schon bei den recenten Amphibien die Anuren zeigen, für den Ausfall des Episternums ein funktioneller Ersatz anderweitig geboten wird, oder der ganze dem Hautskelet entstammende Apparat zu Verluste ging, wie bei den lebenden Urodelen.

Die Verschiedenheit des Geschickes, welches Cleithrum und Clavicula bei ihrem Gange durch den Vertebratenstamm erfahren, ist schon bei ihrem ersten Auftreten bestimmt: es liegt bereits in ihrer Wiege! Das Cleithrum hat durch die von ihm erworbene

Verbindung mit dem wichtigsten Abschnitte des primären Schultergürtels, jenem der die Gliedmaße trägt, eine besondere Funktion, unter der es mächtiger sich ausbildet, indess die Funktion der Clavicula als untergeordnetere sich darstellt, wie sie ja durch die cleithrale Verlängerung ventralwärts ersetzt wird. Aber die selbständigere Ausbildung des primären Schultergürtels, die bei den Stegocephalen beginnt, befreit ihn in weiterem Fortschritte jenseits derselben vom Cleithrum, welches damit seine Bedeutung verliert. Sein Verschwinden ist die Folge. Dagegen erlangt die Clavicula jetzt eine dauernde Bedeutung und erhält sich von recenten Amphibien (Anuren) an durch die Reihe der Amnioten, in denen jede der größeren Abtheilungen sie in manchen neuen Beziehungen besitzt.

Wenn ich so eben die fortschreitende Ausbildung des primären Schultergürtels als ein nächstes Causalmoment für die Reduktion des Cleithrums nahm, so bedarf das noch einer Erörterung. Eine Reduktion des Cleithrums wird mit einer Lösung der cranialen Verbindung beginnen, denn diese Verbindung stellt überall da, wo wir sie antreffen, eine wichtige funktionelle Instanz jenes Knochens vor. Sie hat in der Festigung des Schultergürtels ihre Bedeutung, und muss schwinden, wenn der letztere im Gewinne einer selbständigen Beweglichkeit mit der gesammten Gliedmaße eine höhere Stufe betritt. Die Lösung des Cleithrums, wie sie wohl noch nicht innerhalb der Stegocephalen erscheint<sup>1</sup>, nimmt ihm die bedeutendste Funktion und ist durch die daraus hervorgehende Reduktion von Wichtigkeit

---

<sup>1</sup> Dass das Cleithrum bei manchen Stegocephalen noch Beziehungen zum Schädel besaß, möchte nicht bloß aus der Form des dorsalen Endes des Knochens, sondern auch aus der Gestalt der Clavicula zu schließen sein. Da, wo diese ein knieförmig gebogenes Knochenstück vorstellt, wie z. B. bei *Branchiosaurus salamandroides* (FRITSCH, Fauna der Gaskoble etc. Bd. I. Heft 1. Taf. II Fig. 2), ist die Krümmung nur so zu verstehen, dass dadurch ein horizontaler und ein vertikaler Schenkel gebildet wurde. Der letztere kann dem Cranium nur ganz nahe sich befunden haben, und war durch das ihm anliegende Cleithrum noch weiter dorthin fortgesetzt. Auch die Lage der Theile in den Fundstücken deutet manchmal einen cranialen Zusammenhang an, wie in einzelnen Abbildungen bei FRITSCH (op. cit. Bd. I) ersichtlich ist. Daraus entsteht die Frage, ob nicht die Fortsatzbildung des Epioticum, die bei *Dolichosoma longissimum* eine Gelenkpfanne, bei *Melanerpeton pusillum* und *Ceraterpeton obtusum* ein stachelartiges Stück trägt, in Beziehungen zum sekundären Schultergürtel standen. Für die im Ganzen sehr divergenten, von FRITSCH sogar als polyphyletisch beurtheilten Stegocephalen mögen auch in jenem Punkte difference, mit dem gegenwärtigen Materiale nicht sicher zu deutende Verhältnisse gewaltet haben. Der Nachweis eines Cleithrums bietet jedoch eine Verknüpfung.



auch für die Clavicula, die mit dem medianen Anschlusse die verloren gegangene laterale Befestigung des Schultergürtels zu kompensiren hat.

Die Ausbildung des primären Schultergürtels zeigt sich bei den Stegocephalen ganz in der von jener bei Fischen schon entfernt liegenden Form. Die flächenhafte Ausbreitung sowohl ventral als dorsal, die sich wohl durch knorpelige Theile, von denen nichts erhalten ist, ergänzte, zeigt Anklänge an den primären Schultergürtel recenter Amphibien. Da aber das Schultergelenk nicht sicher bekannt ist, sind nähere Vergleichenungen nicht gestattet. Vielleicht standen die beiderseitigen Knochen unter sich in medianem Zusammenschlusse. Auch von der Clavicula ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie auf einer kurzen Strecke an dem primären Schultergürtel Anschluss besaß, und dadurch noch das primitive Verhalten bekundete.

Die Rückbildung des Cleithrums mag der Clavicula einen größeren Raum des Anschlusses am primären Schultergürtel gestatten. In welchem Maße dieses sich vollzog, bleibt unsicher, da uns Zwischenstufen zwischen den Stegocephalen und recenten Amphibien unbekannt sind. Da aber allgemein die Clavicula sich nicht nur längs des ventralen Abschnittes des primären Schultergürtels erstreckt — in welcher Beziehung zu diesem ist hier gleichgültig — sondern auch jenseits des Schultergelenkes zum dorsalen, die Scapula repräsentirenden Abschnitte, so wird danach gefragt werden dürfen, wie dieses Verhalten entstand. Es ist nicht zu verkennen, dass die Vergleichung der Fische mit recenten Amphibien (Anuren) und mit Reptilien jenes Verhalten nicht verstehen lässt. Man kann da sagen, die Clavicula hat sich eben dorthin ausgedehnt, aber damit wird nichts erleuchtet, denn zuvor muss Raum dazu bestehen, der bei der Existenz des Cleithrums nicht vorhanden ist. Bei den Fischen hat ihr Homologon gar keine Beziehung zum scapularen Abschnitt des primären Schultergürtels, sie bleibt ventraler Natur. Bei Amphibien und Reptilien ist die Erreichung der Scapula ein beständiger Charakter und bleibt es bis zu den Säugethieren, wie sehr auch sonst die Verhältnisse der Clavicula sich ändern möchten. Die Lösung des Problems liegt beim Cleithrum. Bei den Fischen drängt es sich unter die Clavicula, zwischen diese und den primären Schultergürtel, was am klarsten bei den Stören zu sehen ist. Dieses Verhalten hatte das Cleithrum sogar zu weiterer ventraler Ausdehnung geführt, wie sie die Polypteren besitzen, und schließlich zu jenem Zustande, in welchem das Cleithrum, wie oben dargelegt, sich als »Clavicula« ansprechen ließ.



Wie kommt nun die Clavicula zum scapularen Theil des primären Schultergürtels? Wenn das Cleithrum allgemein den Ausschluss des letzteren von der Clavicula bedingte, indem es zwischen beide, wie immer ihre Gestaltung sich darstellte, einschob, so wird eine Reduktion des Cleithrums der Clavicula jenen Anschluss gestatten. Man vergleiche hierbei die CREDNER'sche Zeichnung von *Sclerocephalus* (Fig. 5). Ich sollte es nicht erwähnen müssen, dass ein solcher Reduktionsprocess als ein successiver zu denken ist. Es ist auch keine beliebige Annahme, sondern eine absolut nothwendige, und damit begründete. In Vergleichung mit *Sclerocephalus* erscheint das Cleithrum anderer Stegocephalen (z. B. bei *Discosaurus*, *Hylosaurus* nach CREDNER, bei *Branchiosaurus salamandridoide*, *Melanopeton pulcherimum* nach FRITSCH) bereits in Reduktion. Wenn wir ferner wissen, dass es bei recenten Amphibien, überhaupt in höheren Abtheilungen nicht mehr vorkommt, und kein einziger Grund die Annahme stützt, dass es in irgend einem anderen Skelettheile aufgegangen sei, so kann für sein Verschwinden nur eine vollständige Rückbildung die Erklärung bieten.

Dieses Schwinden des Cleithrums ist für den Schultergürtelapparat ein wichtiges Ereignis. Dadurch wird der Clavicula der Anschluss auch an dem scapularen Theile des primären Schultergürtels gestattet, und eine Verbindung ermöglicht, welche später, nachdem sie die einzige laterale Verbindung der Clavicula geworden, an Bedeutung gewinnt. Die in dem Anschlussverhältnisse der Clavicula an den primären Schultergürtel bei Fischen bestehende Differenz gegenüber den Amphibien und Reptilien empfängt einen Ausgleich, und indem der Ausschluss der Clavicula vom scapularen Schultergürtel wich, wird der Übergang der niederen Form des Schultergürtels in die höhere zum vollen Verständnis gebracht.

Zweitens aber führt die Reduktion des Cleithrums eine Ablösung des gesammten Schultergürtels aus dem cranialen Verbande herbei, welche es bei Fischen mit Ausnahme der Selachier<sup>1</sup> besitzt. In wie weit bei Stegocephalen dieser bei Stören, Crossopterygiern und Dipnoern ausgebildete Zusammenhang noch nicht bestand oder bereits eine Lockerung erfuhr, ist unbekannt. Das Vorhandensein des Clei-

<sup>1</sup> Die Lösung des Schultergürtels vom Kopfe ist bei Selachiern an die mächtige Ausbildung des Kiemenapparates zu knüpfen und repräsentirt gegenüber den anderen Fischen einen sekundären Befund. Für die Erhaltung des Zusammenhanges mit dem Cranium gewinnen Hautknochen dann die besondere Bedeutung.

thrums und seiner dorsalen Modifikation lässt aber mit ziemlicher Sicherheit auf einen solchen, wenn auch nur ligamentösen Zusammenhang schließen, und spricht damit das Bestehen eines niederen Zustandes aus, aus welchem der Schultergürtel in den höheren Abtheilungen sich befreit hat. An dieses Freiwerden des Schultergürtels vom cranialen Anschluss knüpft sich die Rückbildung des Cleithrums, wie sein Fehlen in den höheren Abtheilungen lehrt, und es eröffnet sich zugleich damit der lange Weg für mannigfache Sonderungen an den übrig gebliebenen Skelettheilen, womit die Vordergliedmaße auf höhere funktionelle Stufen gelangt. Andererseits führt die Ausbildung des Cleithrums unter Beeinträchtigung der Clavicula nicht nur zum Verluste derselben, sondern vielmehr zu einer großen Beschränkung der Leistungen der Vordergliedmaße, wofür die Teleostier ein Beispiel sind.

Die Befreiung des Schultergürtels aus dem Kopfverbande muss aber auch als erste Bedingung für zahlreiche und großartige Umgestaltungen gelten, die in der Rumpfreigion vor sich gehen. Sie kompensiren nicht nur reichlich den Verlust des alten Cleithrums, sondern erscheinen auch als tief eingreifende Instanzen zur Entfaltung höherer Organisation.

Heidelberg, März 1895.

---

# Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier.

Von

**Dr. Béla Haller,**

Privatdocent an der Universität zu Heidelberg.

---

Mit Tafel I—VII und 6 Figuren im Text.

---

Schon früher habe ich mich mit dem Studium des Fischrückmarkes beschäftigt und meine Resultate über das Rückenmark von *Orthogoriscus* vor vier Jahren veröffentlicht<sup>1</sup>. Da mir aber nur ein einziges, in Alkohol konservirtes Exemplar jenes Rückenmarkes zur Verfügung stand, so konnte ich meine Beobachtungen weder an Längsschnitten ergänzen, noch durch die mit vollem Rechte zu großem Ansehen gelangte GOLGI'sche Methode vertiefen. Somit musste, obgleich in Folge des sonst sehr geeigneten Objektes einige wichtige Resultate erzielt wurden, jene Studie nach dem heutigen Standpunkte der Nervenforschung einseitig ausfallen. Darum fasste ich schon damals den Entschluss, das Teleostierrückenmark ausführlicher zu bearbeiten, doch konnte ich diesen Plan, obgleich mir auch Herr Professor GEGENBAUR ermunternd beistand, wofür ich ihm aufrichtigen Dank weiß, anderer zoologischer Arbeiten wegen erst jetzt zur Ausführung bringen.

In einem wichtigen Punkte zeigt das Rückenmark der Plectognathen sehr primäre Verhältnisse; ich meine die noch nicht erfolgte Differenzirung der grauen von der weißen Substanz. Dieses Verhalten muss auch bei den alten, ausgestorbenen Selachiern vorhanden gewesen sein, von denen bei der Abzweigung der Teleostier jene alten

---

<sup>1</sup> B. HALLER, Über das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von *Orthogoriscus mola*. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.

Formen, die Plectognathen, es ererbten und bis zum heutigen Tage ungestört weiter erhielten, während die recenten Selachier darüber hinausgingen. Ähnlich wie bei diesen, verhält es sich auch bei der Mehrzahl der Teleostier. Das Gehirn der Selachier weist zwar in fast jeder Beziehung dem gedrungenen Knochenfischgehirne gegenüber primäre Verhältnisse auf, was man von dem Rückenmarke aber nur in so fern behaupten kann, als sich bei den Selachiern die Hinterhörner auf einem ursprünglicheren Zustande erhalten haben, als bei den Knochenfischen (mit Ausnahme der Plectognathen) und welcher Zustand durch Vermittelung der Amphibien direkt an die Amnioten anschließt. Somit bleibt das Rückenmark der Knochenfische gegenüber dem Rückenmark der übrigen Vertebraten, von den Amphibien aufwärts, noch immer einfach genug, um bei dem Studium der Rückenmarksverhältnisse mit Vortheil verworthen werden zu können. Darum ist zu verwundern, dass seit der Einführung der GOLGI'schen Methode das Studium des Fischrückencentes vernachlässigt ward, denn abgesehen von einigen gelegentlichen Arbeiten, sind wir im Ganzen kaum weiter gekommen, als es vor der Einführung jener fördernden technischen Methode der Fall war.

Was die GOLGI'sche Methode betrifft, so stehe ich ihr gegenüber noch immer auf meinem früheren Standpunkte: Sie ist eine sehr wichtige und eben so wie die Methylenblaufärbung für gewisse Objekte unübertroffen, doch ist sie bezüglich der feinsten Strukturverhältnisse nur mit großer Vorsicht zu verwenden. So bin ich denn heute der Ansicht, und werde auch durch die letzte zusammenfassende Publikation GOLGI's darin bestärkt, dass man bei den höheren Wirbelthieren auch mit der GOLGI'schen Methode stellenweise und recht selten die feinsten Strukturverhältnisse bruchstückweise darstellen kann. Ich habe wenig Erfahrung darüber, ob dieses auch durch die Methylenblaumethode gelingen könnte, aber die Resultate Anderer zwingen zur verneinenden Annahme.

Nicht nur wegen der Darstellung der feinsten Verhältnisse, sondern auch wegen der Erzielung richtiger topographischer Orientirungsbilder, müssen somit die alten Methoden neben der GOLGI'schen, beziehungsweise der Methylenblaufärbung berührt werden. Für die feinsten Strukturverhältnisse ist die Osmiumsäure-Karminmethode, für Seriensechnitte die übliche Härtung mit Jod-Alkohol und zweifachchromsaurem Kali und Färbung mit gewöhnlichem Karmin, einstweilen die beste. Ich arbeitete darum neben der GOLGI'schen auch mit diesen alten Methoden.



Was das bearbeitete Material betrifft, so untersuchte ich Cyprioiden, Esox, Salmo, Anguilla und Perca, für die GOLGI'sche Methode wurden beinahe ausschließlich kleine Exemplare der Bachforelle verwendet. Die übrigen untersuchten Fische waren für die GOLGI'sche Methode mehr oder weniger unbrauchbar und nur der Aal war bezüglich des Ursprunges der hinteren Spinalnerven für die GOLGI'sche Methode eben so zugänglich, wie die Bachforelle.

Das langsame GOLGI'sche Verfahren erwies sich für das Knochenfischrückenmark am brauchbarsten, so dass ich das rasche Verfahren mit Osmiumsäure nur ausnahmsweise anwandte. Bei dem ersten ließ ich die Objekte 30, ja sogar 50 Tage in dem doppeltehromsauren Kali liegen. In der 0,75%igen Silberlösung lagen die Objekte auch länger als es sonst üblich ist, denn ich kam allmählich zur Einsicht, dass auf diese Weise besser gelungene Präparate zu erzielen seien. Die Präparate ließ ich 3—4 Tage der Einwirkung der Silberlösung ausgesetzt<sup>1</sup>.

Zur befriedigenden Lösung gewisser Fragen mag es wohl noch anderer Methoden bedürfen und für die Eruirung des Verhaltens gewisser Fasersysteme mag das FLECHSIG'sche histogenetische Verfahren erforderlich sein. Da jedoch meine Untersuchung sich ohnehin sehr in die Länge zog, konnte ich mich einstweilen auf dieses viel Zeit erfordernde Verfahren nicht einlassen und behalte es mir vor, in nächster Zeit durch dieses Verfahren einige Lücken in vorliegender Arbeit auszufüllen.

Heidelberg, im December 1894.

### Die feineren Strukturverhältnisse.

Durch die Einführung der GOLGI'schen Methoden entwickelte sich ohne Betheiligung GOLGI's eine besondere Lehre in der Nerven-anatomie. Diese Lehre, welche in einer weniger präcisirten Form schon von HIS<sup>2</sup> und FOREL<sup>3</sup> vertreten wurde, hat S. RAMÓN Y CAJAL zum Begründer<sup>4</sup>. Sie entstand unter dem Einfluss der Unzulänglich-

<sup>1</sup> Geschnitten wurde mit dem Mikrotom.

<sup>2</sup> W. HIS, Histogenese und Zusammenhang der Nerven-elemente. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. Suppl. 1890.

<sup>3</sup> A. FOREL, Einige hirnanatomische Betrachtungen und Ergebnisse. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten. Bd. XVIII. 1887.

<sup>4</sup> Sonderbar ist es allerdings, dass S. RAMÓN Y CAJAL in einer Arbeit wenigstens gegen das Vorhandensein eines Netzes nicht auftritt, vielmehr die

keit des GOLGI'schen Verfahrens und wurde durch den Umstand begünstigt, dass die Nervenforscher seit der Einführung dieser Methode die früheren vollständig vernachlässigten. Ausgezeichnet ist sie dadurch, dass sie den morphologischen Zusammenhang im Centralnervensystem nicht mehr anerkennt. Nach dieser Lehre sind alle Ganglienzellen innerhalb des Centralnervensystems für sich abgeschlossene Centren. Sie besitzen zweierlei Fortsätze, sog. Nerven- und Protoplasmafortsätze. Von diesen letzteren gab GOLGI an, dass sie nicht nervöser Natur seien und lediglich zur Ernährung der Ganglienzellen dienten, was von den meisten Nervenforschern, welche für beiderlei Fortsätze die nervöse Natur annehmen, zurückgewiesen ward. Nach der CAJAL'schen Lehre verzweigen sich die sogenannten Protoplasmafortsätze und endigen so in »Endbäumchen« blind. Auf diese Weise kommt kein nervöses Netz innerhalb des Centralnervensystems zu Stande. Da ferner die Anhänger jener Lehre auch das Vorhandensein der direkten Anastomosen zwischen zwei Ganglienzellen leugnen, so wird die Bahn für eine kontinuierliche Nervenleitung durch den zeitweiligen Kontakt der Enden der Endbäumchen je nach Bedürfnis hergestellt.

Eine weitere Bereicherung erhielt die Kontakttheorie durch M. v. LENHOSSÉK. Nach diesem Forscher haben die motorischen Nerven ihren Ursprung im Centralnervensystem in den Ganglienzellen und endigen in Form von Endbäumchen innerhalb der Muskelfaser oder mit solchen um Drüsenzellen herum. Die sensiblen Nerven entspringen bei den wirbellosen Thieren<sup>1</sup> in Zellen des Hautepithels und endigen

Möglichkeit eines solchen zugiebt. Er sagt in seiner Mittheilung über den Ursprung und die Verzweigung der Nervenfasern im Rückenmarke (*Anat. Anz.*, Jahrg. V. 1890, pag. 88): »Nous ne nions pas d'une manière absolue l'existence d'anastomose entre les fibrilles qui constituent le plexus mentionné: nous affirmons seulement, qu'avec la méthode de GOLGI et sur les meilleures préparations, nous n'avons jamais observé une maille en entier.«

<sup>1</sup> Diese Auffassung rührt nach einer Beobachtung LENHOSSÉK's an *Lumbrius* her (M. v. LENHOSSÉK, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei *Lumbrius*. *Archiv für mikr. Anatomie*. Bd. XXXIX. 1891). v. LENHOSSÉK beobachtete nämlich bei diesen Thieren, nach Anwendung der GOLGI'schen Methode, dass manche Nervenfasern im Bauchmarke nicht aus Ganglienzellen entstehen, sondern nach ihm dort verzweigt endigen, und dass diese Nervenfasern mit Hautepithelzellen zusammenhängen. Diese Ursprungsweise innerhalb des Centralnervensystems habe ich schon drei Jahre vor v. LENHOSSÉK auch für *Lumbrius* mit dem Osmium-Karminverfahren nachgewiesen (B. HALLER, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. *Arbeiten aus dem zoolog. Institut in Wien*. Bd. VIII. 1889), doch

im Centralnervensystem mit Endbäumchen. Da bei den Wirbelthieren die sensiblen Nerven in den Ganglienzellen der Spinalganglien entspringen und im Centralnervensystem mit Endbäumchen endigen sollen, so sind jene Epithelzellen der Haut bei wirbellosen Thieren und die Ganglienzellen der Spinalganglien homodyname Bildungen (!). Ich denke, die Kontakttheorie in den wesentlichsten Punkten genügend erörtert zu haben und möchte nun eine andere Theorie, die von GOLGI herrührt, besprechen. Nach GOLGI giebt jede Ganglienzelle zweierlei Fortsätze ab, Protoplasma und einen Nervenfortsatz (auch »funktioneller Fortsatz« von GOLGI genannt). Erstere sind nicht nervöser Natur und dienen, da sie mit ihren Endverzweigungen entweder an neurogliale Bestandtheile oder Gefäßkapillaren inseriren, lediglich der Ernährung der Ganglienzelle. Weiter unterscheidet GOLGI zweierlei Ganglienzellen, von denen beide die Protoplasmafortsätze besitzen und von einander nur durch das Verhalten ihrer Nervenfortsätze sich unterscheiden. Die erste Art dieser Zellen oder die Ganglienzellen des ersten Typus (auch motorische oder psychomotorische genannt) geben Nervenfortsätze ab, welche direkt — es sei, dass sie zuvor eine Strecke weit als Längsfasern verlaufen, oder dass sie in horizontalem Verlaufe direkt in peripherische Nerven gelangen — zu peripherischen, motorischen Nervenfasern werden, nachdem sie zahlreiche feine Seitenäste abgaben. Die Nervenfortsätze des zweiten Typus (diese Zellen sollen nach GOLGI sensibler Natur sein) werden nie zu peripherischen Nervenfasern, sondern verästeln sich nach längerem oder kürzerem Verlaufe innerhalb des Centralnervensystems auf höchst complicirte Weise. Durch die feinste Verästelung der Nervenfortsätze der Ganglienzellen des zweiten Typus kommt es

natürlich nach dieser Methode als Netzsprung erkannt. Sonderbarerweise erwähnt dies v. LENHOSSÉK nicht, obgleich er meine genannte Arbeit sonst citirt. Auch für das weitere Verhalten der Fortsätze der Ganglienzellen im Bauchmarke der Würmer wird meine Arbeit nicht angeführt, obgleich v. LENHOSSÉK weiter nichts Neues brachte, als was ich bereits mit der Osmium-Karminmethode für andere Anneliden nachgewiesen hatte. Herr v. LENHOSSÉK scheint mit RETZIUS und v. KÖLLIKER von der Anschauung auszugehen, — und thatsächlich gesteht dies v. LENHOSSÉK in seiner letzten Publikation bei Besprechung des Rückenmarkes der Selachier, — dass Alles, was nicht mit der GOLGI'schen Methode entdeckt wurde, einfach als nicht vorhanden zu betrachten sei, und selbst für den Fall müssten solche Entdeckungen ignorirt werden, falls man sie durch die GOLGI'sche Methode bestätigen kann, wie dieses thatsächlich vielfach erfolgte. Gegen ein solches Verfahren kann nicht laut genug Protest eingelegt werden.

innerhalb der grauen Substanz zu einem Filzwerk oder »möglicherweise« Nervenetz.

An der Bildung des nervösen Filzwerkes, oder des »möglicherweise« Nervennetzes, nehmen somit Theil: 1) die Seitenäste der Nervenfortsätze der Ganglienzellen des ersten Typus, 2) die nervösen Fortsätze des zweiten Typus in toto und 3) viele Nervenfasern in toto, nämlich solche, welche eben so wie die Nervenfortsätze der Ganglienzellen des zweiten Typus, in feine Fäden sich auflösen. Dieses »Filzwerk oder möglicherweise Nervenetz« unterscheidet sich, wie ich konstatiren möchte, dadurch von dem GERLACH'schen Nervenetz, — für dessen Vorhandensein ich des öftern eintrat und auch zur Zeit entschieden eintrete, — dass an der Bildung desselben die sog. Protoplasmafortsätze nie Theil nehmen, sondern für sich ein Geflecht bilden sollen.

Wenn ich auch GOLGI's letzte, seine sämtlichen hierher bezüglichen Publikationen in sich fassende aber auch neue Aufsätze enthaltende Veröffentlichung<sup>1</sup> mit großer Freude begrüße, da ich in dem Kapitel über dass diffuse Nervenetz schon eine große Neigung zur Annahme eines solchen erblicke, so muss ich doch sagen, dass GOLGI auch heute noch in seiner Auffassung ziemlich schwankend ist. In dem obengenannten Kapitel hebt er die physiologische Verknüpfung der einzelnen Abschnitte des Nervensystems unter einander hervor. Die funktionellen Associationen, die Reflexe und die complicirten Verbindungen während der sog. psychischen Thätigkeit werden hierfür angeführt. Darum, meint GOLGI, gestatte die innige Verknüpfung sämtlicher Theile des Centralnervensystems, d. i. die vollständige physiologische Einheitlichkeit desselben, durchaus nicht, wohlunterschiedene Zonen oder Centren innerhalb der grauen Substanz (besonders in der Hirnrinde) anzunehmen. GOLGI betont mit vollem Recht, dass die funktionelle Verbindung zu den unbestreitbaren Lehren der Physiologie gehöre. Dann wirft GOLGI die Frage auf, auf welche Weise denn dieser innige Zusammenhang morphologisch erzielt würde? Eine direkte Verbindung von Ganglienzellen unter einander, obgleich dieses ja sowohl bei den Wirbelthieren als insbesondere bei Wirbellosen<sup>2</sup> schon längst nachgewiesen ist, hält sonderbarerweise GOLGI

<sup>1</sup> C. GOLGI, Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripheren Nervensystems. Aus dem Italienischen übersetzt von R. TEUSCHER. Jena 1894.

<sup>2</sup> Die Litteratur über die Nerventextur der Wirbellosen ist GOLGI gänzlich unbekannt!



für ausgeschlossen oder auf höchst seltene Ausnahmen beschränkt. Auch das GERLACH'sche Nervenetz, woran außer den feineren Ästen der Achsencylinder auch die sog. Protoplasmafortsätze sich theiligen und welches besonders durch meine Arbeiten bei den Wirbellosen außer Zweifel gesetzt ist, wovon allerdings GOLGI keine Notiz nimmt, wird von GOLGI als eine »anatomische Hypothese« bezeichnet, welcher Ausdruck allerdings auf seine Annahme von zweierlei Ganglienzellfortsätzen passender wäre. Es bleibt somit für die Vermittelung des morphologischen Zusammenhanges nur das GOLGI'sche Netz oder Geflecht übrig. Von diesem Netz sagt GOLGI: »es ist bis jetzt wie ein Mythos geblieben, ist es beinahe noch jetzt und droht, es wieder zu werden<sup>1</sup>, trotz der genauen, ins Einzelne gehenden Beschreibung, welche ich über seine Bildungsweise gegeben habe«. Nach dieser Äußerung GOLGI's müsste man annehmen, dass er ein nervöses Netz innerhalb der grauen Substanz des Centralnervensystems gesehen und möglicherweise in einer seiner zahlreichen Abhandlungen über die Histologie des Nervensystems abgebildet habe. Dem ist aber mitnichten so, denn GOLGI war von Anfang an äußerst unsicher und vorsichtig in seiner Behauptung und hat sich bereits in seinem Hauptwerke über den feineren Bau des Centralnervensystems<sup>2</sup> hierüber mit folgenden Worten geäußert, welche er im angeführten Kapitel der deutschen Übersetzung<sup>3</sup> zur Wahrung seines Standpunktes wiederholt. »Aus allen diesen Verzweigungen (siehe weiter oben, HALLER) der nervösen Fortsätze entstehe natürlich ein äußerst complicirtes, durch die ganze graue Substanz verbreitetes Netz. Dass aus den unzähligen Weitertheilungen durch complicirte Anastomosen ein Netz im strengsten Sinne des Wortes entsteht und nicht ein bloßes Geflecht, ist sehr wahrscheinlich; nach der Prüfung einiger meiner Präparate könnte man es annehmen; aber dass es wirklich der Fall sei, erlaubt eben die außerordentliche Komplikation des Geflechtes nicht sich zu versichern«. Als Resultat seiner neuesten Untersuchungen über diesen Gegenstand, wird das Folgende mitgetheilt<sup>4</sup>. »In den neuen Präparaten, welche den Gegenstand dieser Mittheilung bilden, macht nicht nur das dichte, feine Geflecht im Ganzen den Eindruck des Netzgewebes, sondern man kann auch in Wirklichkeit Verbindungen

<sup>1</sup> Ist es denn bei der großen Unsicherheit GOLGI's ein Wunder, dass es so ist?

<sup>2</sup> C. GOLGI, Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano 1886. pag. 31.

<sup>3</sup> l. c. pag. 248.

<sup>4</sup> l. c. pag. 252.

zwischen Fasern und Fasern nachweisen, so dass echte geschlossene Maschen entstehen. Aber die Wahrnehmung dieser Thatsache ist nicht leicht und häufig genug, um das Gesetz auffinden zu können, von welchem das Zustandekommen dieser Verbindung abhängen muss. Über diesen Punkt also, ob es sich um ein Netz im strengsten Sinne des Wortes, oder um ein Geflecht handelt, glaube ich meine ursprüngliche Zurückhaltung beibehalten zu sollen; für jetzt behaupte ich nur, es handle sich um eine unendlich feine Zertheilung von Fibrillen. Ich muss jedoch hinzufügen, dass bei der Feinheit, der unendlichen Komplikation und Innigkeit der Beziehungen des Fasergewebes, wie es sich in meinen Präparaten zeigt, die materielle Verbindung und Verschmelzung zwischen Faser und Faser nicht mehr nothwendig erscheint, um die funktionellen Verbindungen zwischen den verschiedenen Zellgruppen und den verschiedenen Provinzen des Centralnervensystems zu erklären.« (!)

GOLGI verirrt sich immer mehr in seiner großen Unsicherheit und noch weiter unten lesen wir, dass nachdem elektrische Ströme auch ohne direkten Zusammenhang der leitenden Theile weiter geführt werden können, man auch den organischen Zusammenhang des »Geflechtes« nicht anzunehmen braucht, denn es sei dies keine Forderung der Physiologie.

Aus allen diesen Anführungen geht deutlich genug hervor, dass GOLGI auch nach seinen neuesten Untersuchungen, bezüglich der Erkenntnis des centralen Nervennetzes eigentlich nicht weiter gekommen ist, als vor vierzehn Jahren in seinem im medicinischen Kongresse zu Genua gehaltenen Vortrage. Der einzige positive Fortschritt bestünde darin, dass GOLGI thatsächlich Verbindungen zwischen Fasern und Fasern gefunden hat, wodurch echte geschlossene Maschen entstehen. Die Bemerkung, dass solche Bilder immerhin zu den Seltenheiten gehören, ändert in Anbetracht der für diese Zwecke unzureichenden Technik nichts an der Sache. Noch schwerwiegender wird diese Beobachtung GOLGI's durch den Umstand, dass auch L. SALA im Acusticus Kerne Verbindungsfasern zwischen zwei Nervenfortsätzen auf seinen GOLGI'schen Präparaten beobachtete. Er sagt hierüber: »Ich habe Wurzelfasern des Acusticus, die aus dem Nervennetz des vorderen Kernes stammen, auch mit zwei Nervenfortsätzen zweier verschiedener Zellen in Beziehung treten sehen!«

<sup>1</sup> L. SALA, Über den Ursprung des Nervus acusticus. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLII. pag. 33.

Nach all dem ist zu verwundern, dass GOLGI, der doch eher als ein Anhänger, denn als Gegner des centralen Nervennetzes zu betrachten ist, bei der großen Unsicherheit, in die er durch seine eigene technische Methode bezüglich des centralen Nervennetzes gerathen ist, sich bisher keine Mühe nahm aus eigener Anschauung, nach Anwendung der Osmium-Karminmethode, bei solchen wirbellosen Thieren sich hierüber zu vergewissern, bei denen, — wie z. B. in den Bauchsträngen der Fissurella, — diese Verhältnisse so auffallend klar zur Anschauung gelangen. Man kann dieses Versäumnis GOLGI's um so mehr tadeln, als er in seinen Arbeiten, wie ich schon hervorhob, auch nicht im geringsten verräth, die hierüber existirende Litteratur zu kennen. Erwähnt sei hier noch, dass auch LAVDOWSKY<sup>1</sup> und neuerdings auch DOGIEL<sup>2</sup> für ein Nervennetz eingetreten sind. Letzterer hat mit Methylenblau tingirt und die Präparate, welche aus der Retina stammen, mit Ammonium-Pikrat-Osmiumsäure-Mischung fixirt.

Bevor ich meine hauptsächlich durch die GOLGI'sche Methode erzielten Resultate über das centrale Nervennetz der Knochenfische mittheile, will ich untersuchen, in wie fern die Darstellungen der Autoren über das centrale Nervennetz zur Förderung der Sache oder gegen das Vorhandensein eines solchen Nervennetzes Misstrauen zu erwecken geeignet sind. Es gab Autoren, welche ein gewisses skeptisches Verhalten gegen das centrale Nervennetz veranlassten, indem sie diese Verhältnisse nie nach Osmiumpräparaten verfolgten und in Folge dessen die ganze Sache als »anatomische Hypothese« darstellten. Freilich kann jene Unterlassung nicht zur vollen Entschuldigung dienen, denn wenn Jene nach der angegebenen Weise, und an Objekten, deren centrales Nervennetz deutlicher zur Darstellung gebracht werden kann — wie es bei dem Mangel ausgedehnter Neuroglia, u. A. im Bauchstrange niederer Gasteropoden (Fissurella) der Fall ist, — die Sache verfolgt hätten, würden sie sich wohl gehütet haben, so kategorisch ein vernichtendes Urtheil über das centrale Nervennetz, und wohl auch über die direkten Anastomosen zwischen Ganglienzellen, auszusprechen.

1872 veröffentlichte RINDFLEISCH<sup>3</sup> eine kurze Mittheilung über den

---

<sup>1</sup> M. LAVDOWSKY, Vom Aufbau des Rückenmarkes. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXVIII. 1891.

<sup>2</sup> A. S. DOGIEL, Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältnis ihres Achseneylinder-Nervenfortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen (Dendriten). Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLI. 1893.

<sup>3</sup> E. RINDFLEISCH, Zur Kenntnis der Nervenendigung in der Hirnrinde. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. VIII. 1872.



Ursprung der Nervenfasern. Er macerirte in  $\frac{1}{10}\%$ iger Überosmiumsäure und nachträglich in Glycerin gelegte Hirnrinde des Kaninchens auf eigene Weise und kam zu dem Resultate, dass, wie es GERLACH angab, die Nerven entweder direkt aus Ganglienzellen oder auf indirekte Weise aus einer »körnig-faserigen Substanz« ihren Ursprung nehmen. RINDFLEISCH spricht aber gar nicht von einem Nervenetz und somit ist diese kurze Mittheilung zur Förderung der Sache nicht geeignet. Ich führe sie nur an, weil v. LENHOSSÉK sonderbarerweise auch diesen Autor unter jenen anführt<sup>1</sup>, die über das centrale Nervenetz Mittheilungen machten.

Bei dem Studium der zwei Jahre später erschienenen Abhandlung BOLL's<sup>2</sup>, gewinnen wir den Eindruck gewissenhafter Arbeit und guter Beobachtungsgabe. Wir gewinnen ferner die Überzeugung, dass BOLL, unbeeinflusst durch GERLACH's Ausführungen, vollständig in objektiv-kritischer Weise den Gegenstand behandelt. Seine Beschreibung ist, was speciell das Nervenetz betrifft, zwar ganz kurz gehalten, doch genügt das vollständig, um den Leser davon zu überzeugen, dass BOLL das nervöse Netz beobachtet hat. Schon der Umstand, dass er das Netz nicht mit der grauen Substanz aufhören lässt, sondern es bis zur Rückenmarksoberfläche verfolgte, würde genügen, mich davon zu überzeugen, dass BOLL das nervöse Netz vor sich gehabt hat. Allein, unsicher war freilich BOLL bei der Erörterung des Nervenfaserursprunges aus dem Nervenetze, denn obgleich er dies annimmt, scheint er ihn nicht direkt beobachtet zu haben. Theilweise dies, theilweise aber auch der Umstand, dass BOLL das Gesehene bildlich nicht veranschaulicht, dürfte BOLL's Angaben gegenüber bei den Gegnern der Continuitätslehre die Skepsis erweckt haben.

STRICKER und UNGER haben ein sehr deutliches Netz in der Großhirnrinde gesehen und durch den Zeichner abbilden lassen<sup>3</sup>. Dieses Netz hängt sehr deutlich mit Ganglienzellen zusammen. Leider wird die Tragweite dieser Beobachtung durch den Umstand abgeschwächt, dass STRICKER und UNGER nur ein einziges Netz beobachteten, welches zwar mit den Ganglienzellen zusammenhängt, zugleich aber sich auch mit vermeintlichen Neurogliazellen morphologisch

<sup>1</sup> M. v. LENHOSSÉK, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschung. Berlin 1893. pag. 18.

<sup>2</sup> F. BOLL, Die Histologie und Histogenese der nervösen Centralorgane. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten. Bd. IV. 1874.

<sup>3</sup> S. STRICKER und L. UNGER, Untersuchungen über den Bau der Großhirnrinde. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Bd. XX. III. Abth. 1879.

verbindet. Durch diese irrige Auffassung mag es gekommen sein, dass von den Gegnern der Kontinuitätslehre diese Arbeit, die allerdings sich nicht in ihre Theorie schickt, weniger berücksichtigt wurde, als sie es verdient.

In einer ausgezeichneten kleinen Schrift hat BELLONCI<sup>1</sup> den Bau des Tectum opticum der Knochenfische erörtert. Er hat durch Behandlung mit Osmiumsäure das nervöse Netz an genanntem Orte sehr gut zur Darstellung gebracht und ich zweifle nicht, dass seine schöne Abbildung, wenngleich sie nicht einem einzigen Präparate entspricht, naturgetreu dargestellte Details enthält. Ganz richtig betont aber BELLONCI, dass zur Beobachtung dieser Strukturverhältnisse nicht nur die möglichst feinsten Schnitte, sondern auch eine lange praktische Übung im Studium der nervösen Gewebe gehört. Dies ist ein Erfordernis, auf welches auch ich in meinen Schriften stets aufmerksam machte. Nun hat aber BELLONCI meines Erachtens einen Fehler begangen, der hinreicht, bei vielen, gegen ein geschlossenes Nervenetz innerhalb des Centralnervensystems Eingenommenen, Misstrauen zu erwecken. BELLONCI hat nämlich der Neuroglia nicht die nöthige Berücksichtigung gewidmet. Vor Allem hätte er die neuroglialen Strukturen mit den nervösen auf einem und demselben Bilde so darstellen müssen, wie sie auf einem und demselben Präparate sich vorfinden; statt dessen sind beide auf zwei verschiedene Abbildungen verwiesen.

KLAUSSNER hat in seiner Abhandlung über das Rückenmark von *Proteus*<sup>2</sup> gleichfalls das centrale Nervenetz beschrieben. Wenn ich auch zugeben will, dass die polygonalen Maschenräume beim Olme sehr weit sind (10—30 Mikra), so kann ich doch kaum annehmen, dass KLAUSSNER's Abbildungen ganz wahrheitsgetreu seien, und dass die Neuroglia fehlen sollte. Seine Abbildungen sind viel zu schematisch, als dass sie Vertrauen erwecken könnten.

Mit KLAUSSNER's Arbeit wäre die Litteratur bis zur Zeit, da man dem centralen Nervenetz und der doppelten Ursprungsweise der Nerven gründlicher nachzuforschen anfang, beendet. Wenn wir nun fragen, ob diese Litteratur berufen war, für GERLACH's schöne Entdeckung günstig zu wirken und zu deren Bestätigung beizutragen,

---

<sup>1</sup> J. BELLONCI, Über den Ursprung des Nervus opticus und den feineren Bau des Tectum opticum der Knochenfische. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXV. 1881.

<sup>2</sup> F. KLAUSSNER, Das Rückenmark des *Proteus anguineus*. Abhandlungen der bayer. Akademie. II. Kl. Bd. XIV. Abth. II. 1883.

so müssen wir dies allerdings verneinen. Diese Litteratur war nicht eingehend genug, um der Kontinuitätslehre bei dem plötzlichen Auftauchen der Kontakttheorie zu nützen. Sie blieb angreifbar und Bezeichnungen wie »anatomische Hypothese« etc., waren in Anbetracht der Umstände nicht überraschend.

Nach BELLONCI war ich es, der in mehreren Abhandlungen, sowohl bei Wirbellosen als bei Wirbelthieren das centrale Nervennetz und die doppelte Ursprungsweise der Nerven ausführlich behandelte. Meine Beobachtungen am Centralnervensystem der Mollusken, speciell niederer Gasteropoden, führten zu dem Resultate, dass das ganze Innere der Ganglien von einem centralen Nervennetze durchzogen wird. Die Fortsätze der Ganglienzellen verhalten sich auf drei verschiedene Weisen. 1) Giebt es Verbindungsfortsätze, d. h. solche, welche zwei Ganglienzellen unter einander verbinden, 2) Netzfortsätze oder Fortsätze, welche sich nach ganz kurzem oder längerem Verlaufe im Centralnervensystem in dessen Nervennetz sich auflösen und schließlich 3) Stammfortsätze, oder solche, welche sich in eine peripherische Nervenfaser fortsetzen. Diese gehen mit dem Nervennetz durch Seitenästchen Verbindungen ein. Diese Art des Ursprunges von peripheren Nervenfasern aus Ganglienzellen, nannte ich direkten Ursprung, während ich den Ursprung solcher aus dem centralen Nervennetz als indirekten oder Netzsprung bezeichnete. In meinen übrigen hierher gehörigen Abhandlungen habe ich diese Verhältnisse auch bei anderen Thiergruppen nachgewiesen. Es würde zu weit führen, hier auf das Detail jener Arbeiten einzugehen und ich verweise den Leser auf die Originalabhandlungen<sup>1</sup>. Hier möchte ich bloß erwähnen, dass meine Resultate bei den niederen Gasteropoden für die Bivalven durch RAWITZ<sup>2</sup>, der mit derselben Methode arbeitete, wie ich, vollinhaltlich Bestätigung fanden. Eine weitere Bestätigung erfahren meine Resultate bei wirbellosen Thieren sonderbarerweise durch die zahlreichen Abbildungen NANSSEN's<sup>3</sup>, eines entschiedenen Gegners der Kontinuitätslehre. Wer

<sup>1</sup> Morpholog. Jahrbuch. Bd. XI, XII, XVII; Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. VIII.

<sup>2</sup> B. RAWITZ, Das centrale Nervensystem der Acephalen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XX. N. F. XIII. 1887.

<sup>3</sup> F. NANSSEN, Bitrag til Myzostomernes anatomi og histologi. Bergens Museum. 1885. Taf. IX. Figg. 4, 5, und The Struktur and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergens Museums Aarsberetning. 1886/1887. Taf. II Fig. 19; Taf. V Figg. 47, 48; Taf. VIII Figg. 71, 73, 74.



seine Abbildungen mit meiner vergleichen will, wird sich davon überzeugen, dass zwischen meinen und NANSEN's Abbildungen kein gewichtiger Unterschied besteht. Thatsächlich sind bei niederen Mollusken diese Nervenstrukturen so auffallend klar, dass selbst ein unbefangener Beobachter, der, ohne sich ausführlicher mit der Nervenlehre abzugeben, die Anatomie von *Valvata piscinalis* beschrieb, die von mir angegebenen Strukturverhältnisse auf das sicherste erkennen und abbilden konnte! So that es F. BERNARD in seiner Abhandlung über *Valvata*<sup>1</sup>. Auch EISIG hat die Kontinuität innerhalb des Centralnervensystems bei Anneliden beobachtet<sup>2</sup>. Wenn ich hierzu noch bemerke, dass bei dem niedersten mit einem Nervensystem versehenen Wesen, nämlich bei *Hydra*, das Nervensystem in Form eines um den ganzen Körper sich ausbreitenden Nervennetzes mit in die Knotenpunkte eingelagerten Ganglienzellen, von CAMILLO SCHNEIDER<sup>3</sup> nachgewiesen wurde, so glaube ich solche Äußerungen bezüglich des centralen Nervennetzes, wie »anatomische Hypothese« (GOLGI), »Wiedergabe eines notorischen Trugbildes« (v. LENHOSSÉK) u. a. ä. energisch zurückweisen zu müssen. Mögen diese Forscher, bevor sie so kategorische Äußerungen thun, doch selber zuvor mit der angegebenen Methode an die Untersuchung jener Objekte gehen!

Allen den angeführten positiven Beobachtungen stehen bloß die durch die EHRLICH'sche Methylenblaumethode erzielten Resultate einiger Forscher entgegen. Sowohl BIEDERMANN als auch RETZIUS konnten mit dieser Methode ein centrales Nervennetz nicht darstellen. Ich glaube aber, dass es mit dieser Methode sich ganz ähnlich verhält, wie mit der GOLGI'schen, d. h. das centrale Nervennetz lässt sich nur ausnahmsweise, aber vielleicht nicht einmal so häufig darstellen, wie mit jener. Andererseits glaube ich auch, dass man mit der Methylenblaumethode bei ungenügender technischer Übung auch nicht so viel erreichen kann, wie BIEDERMANN und RETZIUS bezüglich der feineren Verästelung erreicht haben. Dies schließe ich aus

<sup>1</sup> F. BERNARD, Recherches sur *Valvata piscinalis*. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. Tom. XXII. 1890. pag. 303. Taf. XV figg. 4, 7, 8.

<sup>2</sup> H. EISIG, Die Capitelliden. In Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1887. pag. 65.

<sup>3</sup> K. C. SCHNEIDER, Histologie von *Hydra fusca* mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXV. 1890. Schon vor SCHNEIDER hatte JICKELI die Ganglienzellen der *Hydra* aufgefunden (siehe C. F. JICKELI, Der Bau der Hydroidpolypen. I. Morpholog. Jahrbuch. Bd. VIII. 1883).

den Resultaten O. BÜRGER's über das Nervensystem der Nemertinen und anderer wirbelloser Thiere<sup>1</sup>, der dortselbst kaum etwas Anderes, als beinahe nackte Ganglienzellen und nackte Längsfasern zur Ansicht zu bringen im Stande war. Dass man aber bei den nöthigen Cautelen auch vom Nervenetze etwas darzustellen vermag, dafür scheinen mir zwei Abbildungen BIEDERMANN's, eine über *Astacus* und eine über *Oniscus*,<sup>2</sup> sowie die Resultate DOGIEL's<sup>3</sup> einzustehen.

Die mit dieser Methode erzielten negativen Ergebnisse sind darum bei der Beurtheilung der Continuität des centralen Nervensystems belanglos.

Ich komme nun zur Mittheilung meiner hauptsächlich durch das GOLGI'sche Verfahren erzielten Resultate über das centrale Nervenetz der Knochenfische.

Um eine klare Einsicht in den Wirkungsgrad des Silberchromates auf das Nervengewebe zu gewinnen, hatte ich mich gleich zu Beginn meiner Untersuchungen dazu entschlossen, auch dünne, aus diesem Grunde für sonstige Zwecke nicht verwendbare, Schnitte zu untersuchen. Dass ich hierzu gerade das rasche Verfahren wählte, geschah wegen der Verwendung der dabei nöthigen Osmiumsäure. Ich ging nämlich davon aus, dass die Osmiumsäure eine gewisse Einwirkung auch auf solche Bestandtheile des Nervengewebes ausüben wird, die durch das Silberchromat stellenweise ungeschwärzt blieben. In dieser Annahme habe ich mich nicht getäuscht.

Es bedarf sehr vieler relativ dünner Präparate, bevor man an irgend einer Stelle im Rückenmarke eine Ganglienzelle mit dem Schnitt so trifft, dass sie einen ihrer mächtigeren Fortsätze in der Schnittebene ausbreitet. Von beiläufig 100 Präparaten habe ich nur drei von jenen erhalten<sup>4</sup>, die zur Untersuchung sich brauchbar erwiesen. An diesen Präparaten waren am Rande der grauen Substanz Ganglienzellen geschwärzt worden, von denen an manchen ein Fortsatz auf größere oder kleinere Strecke gut zur Darstellung gelangte. Ich habe

<sup>1</sup> O. BÜRGER, Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Wirbellosen. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. X. 1891.

<sup>2</sup> W. BIEDERMANN, Über den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Thiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XXV. 1891. Taf. XXII Fig. 15 und Taf. XVIII rechts.

<sup>3</sup> l. c.

<sup>4</sup> Aus einem mir ganz unbekannten Grunde haben sich meine nach dem schnellen Verfahren hergestellten Präparate nicht dauernd erhalten und wurden bereits nach 3—4 Monaten unbrauchbar.

nun ein Stück eines solchen Präparates, einzelne wichtigere Stellen mit dem Zeichenapparat fixirend, möglichst naturgetreu dargestellt (Fig. 22). Das Präparat stellt von *Cyprinus carpio* den unteren Rand des linken Unterhornes so dar, dass außer der strohgelb gefärbten grauen Substanz (*gs*) auch ein Theil der durch die Osmiumsäure grau gefärbten weißen Substanz (*lf*) zur Anschauung gelangt. Die kleine, gut geschwärzte Ganglienzelle (*z*) des Vorderhornes hatte einen ihrer verzweigten Fortsätze so gestellt, dass derselbe zum größten Theil in die Schnittfläche zu liegen kam. Dieser der weißen Substanz zugekehrte, jedoch ganz in der grauen Substanz gelegene Fortsatz verzweigte sich auf die »hirschgeweihförmige« Weise. An seinen Endästen konnte man gut beobachten, dass dieselben zum größten Theile, wie es die Autoren übereinstimmend anzugeben pflegen, mit kleinen Abrundungen endigen, die stellenweise sich wie kleine Verdickungen ausnehmen. Das Ende des Hauptfortsatzes reichte genau bis an den Rand der weißen Substanz. Hier konnte ich nun an seinen Endverzweigungen eine sehr wichtige Beobachtung machen, die einen Irrthum der Forscher zu erklären berufen ist. Es wird wohl jedem Anatomen, der mit dem schnellen GOLGI'schen Verfahren gearbeitet hat, bekannt sein, dass an Stellen, an denen einzelne Nervenfasern gut geschwärzt sind, bei schiefer Spiegelstellung auch einige andere Fasern noch zur Ansicht gelangen, die zwar nicht im geringsten geschwärzt sind, trotz alledem aber ihre Kontouren noch sehr gut erkennen lassen. Dieses ist besonders an frischen Präparaten gut zu beobachten, während es an älteren nicht mehr so deutlich zur Ansicht gelangt. Ich denke, dass man solche Bilder hauptsächlich der Einwirkung der Osmiumsäure zu verdanken hat. Diesen Fasern ähnlich sah ich an der Endverästelung jenes Fortsatzes der oben genannten Ganglienzelle Fasern auftreten, die zwischen den geschwärzten Verästelungen lagerten. Bei genauer Betrachtung erkannte ich dann sehr deutlich, dass es sich hier um das centrale Nervenetz (*p*) handelte. Die Sache verhielt sich so, dass die Endäste des Fortsatzes, die sich in das Nervenetz auflösen und zum Theil schon zum Nervenetz gehören, geschwärzt waren, jedoch blieb der größte Theil des Nervenetzes an dieser Stelle ungeschwärzt. Man konnte an den knotenförmig endigenden, geschwärzten Fäden sehr deutlich beobachten, dass sie sich in ein nicht geschwärztes, graulich erscheinendes Fädchen fortsetzten, welches eben ein anderer Theil der Netzmasche war. Die Abbildung (Fig. 22 *p*) gestattet einen Einblick in diese Verhältnisse.



Um bei Nachuntersuchungen dem Vorwurfe eines Beobachtungsfehlers nicht ausgesetzt zu sein, betone ich nochmals, dass der nicht geschwärzte Theil des Netzes nicht an jeder beliebigen Stelle eines Präparates so deutlich zur Anschauung gelangt, wie ich es abgebildet habe, und dass es längeren, vorsichtigen Suchens bedarf, bis man eine solche Stelle findet. Ich möchte beinahe annehmen, dass jede Stelle eines Ganglienzellfortsatzes oder Nervenfadens, bevor er die Schwärzung erfährt, jenes chemische Stadium des beschriebenen, nicht geschwärzten Netztheiles durchmacht und dass dieses gewissermaßen eine Vorstufe der Schwärzung bildet. An Stellen, an denen also keine gute Durchschwärzung eines Fortsatzes erzielt wurde, wird auch jenes Stadium nicht auftreten. Warum auf diesen Stellen, die doch die Vorstufe der Schwärzung vorstellen, trotzdem keine Schwärzung sich einstellt, ist eine andere Frage. Jedenfalls wird es sich hier eher um ein rein physikalisches, als um ein chemisches Hindernis handeln, im Gegensatze zu jenen Ganglienzellen und Nervenfasern, die in Folge eines beim Absterben des Thieres anderen physiologischen Zustandes sich befanden als der sein muss, in welchem eine Schwärzung möglich ist, und desshalb ungeschwärzt blieben. Vielleicht sind es die verschiedenen Winkel in den Netzmaschen, die bei gewisser Enge der Netzmaschen dem Niederschlag des Silberchromates hindernd in den Weg treten. Dieses könnte man aus dem Umstande vermuthen, dass stellenweise je zwei oder bloß ein Schenkel einer Masche geschwärzt ist, während das die beiden Schenkel verbindende Stück ungeschwärzt bleibt. Es ist mir nur selten gelungen das centrale Nervenetz der grauen Substanz einigermaßen im Zusammenhange zu schwärzen, während dieses, wenngleich auch nur stellenweise an dem viel weiteren Nervenetze der weißen Substanz, wie wir weiter unten sehen werden, öfter gelungen ist.

Die mitgetheilte Beobachtung erklärt auf einfache Weise die Entstehung der ganzen Kontakttheorie. Die GOLGISCHE Methode lässt aus irgend einem, zur Zeit noch unbekannten Grunde besonders diejenigen Theile des centralen Nervennetzes ungeschwärzt, welche die engsten Maschen besitzen, und es kommen somit die Maschen in ihrem ganzen Umfang nur selten zur Darstellung. Auf diese Weise enden die Netzfortsätze der Ganglienzellen und der centralen Achsen-cylinder, sowie der Beginn der Nerven indirekten oder Netzumgranges scheinbar zu »Endbäumchen«.

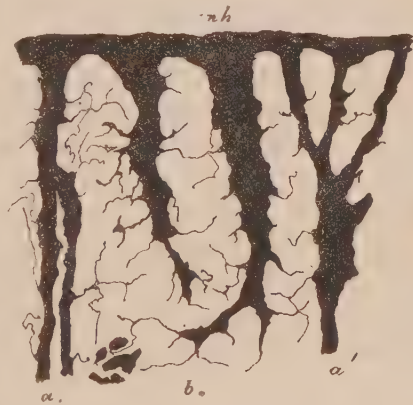
Obgleich ich diese Beobachtung für die Sicherung der Konti-

nützungslehre für wichtig erachte, blieb ich bei ihr nicht stehen, sondern trachtete, besonders nachdem mir gewisse anatomische Verhältnisse vieler Ganglienzellfortsätze sowohl aus der Litteratur, als auch nach eigener Anschauung bekannt wurden, nach dem Auffinden des nervösen Netzes auch in der weißen Substanz. Nach den Verhältnissen bei den Plectognathen und wirbellosen Thieren war es ja höchst unwahrscheinlich, dass das centrale Nervenetz mit der grauen Substanz aufhöre. Meine Annahme hat sich denn auch wirklich bestätigt.

Um das Verhalten des Nervenetzes in der weißen Substanz verständlicher zu machen, möge deren gesammter feinerer Bau kurz geschildert werden. Wie bekannt, setzt sich die Neuroglia der grauen Substanz in Form eines im Leben offenbar groben und vielleicht weichen Netzwerkes in die weiße Substanz fort. Dieses Neuroglianetz verbindet sich an der Oberfläche des Rückenmarkes vielfach mit der innersten Rückenmarkshülle oder der Neurogliahülle. Letztere

ist ihrer Genese nach auch als ein sehr dichtes Netz aufzufassen, welches das Rückenmark allerseits überzieht. Diese Hülle ist der äußerste Theil des Neurogliagewebes. Außer diesem Neuroglianetz ziehen strahlenförmig vom Centralkanale aus viele Bündel langer Fäden des Ependyms, die Ependymfäden, in bestimmten Abständen an die Peripherie. Hier angelangt verwachsen sie mit der neuroglialen Hülle. Das Verhalten dieser Ependymfäden

Fig. 1.



ist durch die Untersuchungen GOLGI's, S. RAMÓN Y CAJAL's, VAN GEHUCHTEN's, V. LENHOSSÉK's, RETZIUS u. A. viel zu genau bekannt, als dass ich etwas hinzufügen könnte und ich will hier bloß erwähnen, dass die Ependymfäden höchst wahrscheinlich in der weißen Substanz Seitenfäden abgeben, wie ich dieses von ihrem peripheren Ende bestimmt behaupten kann (Textfigur 1), die mit dem neuroglialen Netze verschmelzen. In dieser Beziehung würden sich die Ependymfasern zum neuroglialen Netze so verhalten, wie die Achseneylinder zum centralen Nervenetz. Für das Rückenmark fehlen mir Beobachtungen, welche

diese Annahme stützen könnten, bis auf die oben genannte Stelle aber habe ich dieses Verhalten der Ependymfasern zum Neuroglianetze im mittleren Vaguskerne (unteren Vaguskerne ROHON's) deutlich beobachten können.

Bezüglich des groben neuroglialen Netzes in der weißen Substanz möchte ich hier bloß erwähnen, dass es viel weniger Zellen enthält, als das neurogliale Netz der grauen Substanz. Oft sind es große geradezu monströs aussehende Zellen, die in den Knotenpunkten lagern und welche durch das Silberchromat stark geschwärzt werden. Ähnliche, stets kleinkernige Zellen lassen sich auch durch Karminfärbung schön zur Darstellung bringen (Fig. 5 *nz*). Man kann sie oft auch knapp unter der Neurogliahülle beobachten, wo sie durch ihre Fortsätze mit ersterer verbunden sind.

In den Maschenräumen dieses Neuroglianetzes lagern nun die markhaltigen Achsencylinder der Längs- sowie die der anderen Bündel. Dieses Verhalten veranschaulicht am besten Fig. 5, welche nach einem mit Osmium-Karmin hergestellten Querschnitte gezeichnet wurde. An mit der GOLGI'schen Methode hergestellten Präparaten wird dieses neurogliale Netz, allerdings auch nur stellenweise, geschwärzt. Es erscheint dann als ein breitfädiges, grobes Netz, dessen Zusammenhang mit der Neurogliahülle sehr deutlich zu erkennen ist (Textfigur 1. Solche Neurogliaschwärzungen, sowie auch die Schwärzung der Ependymfäden, treten schon am zweiten Tage, nachdem die Objekte in die Silberlösung gelangten, auf. In den nächstfolgenden Tagen bleibt kaum noch etwas von diesem Neuroglianetz geschwärzt und auch die Ependymfasern sind nur stellenweise noch zu erkennen. Sowohl die Ependymfäden, als auch das neurogliale Netz und dessen Zellen sind so charakteristisch, dass man sie bei einiger Übung nie mit nervösen Elementen verwechseln kann.

In dieses neurogliale Netz der weißen Substanz eingebettet, liegt das nervöse Netz derselben. Am besten wird dieses wieder durch Osmium-Karminpräparate veranschaulicht (Fig. 5). Wie in anderen Abtheilungen der Vertebraten, liegen auch bei den Knochenfischen<sup>1</sup> zerstreute, kleinste Ganglienzellen in der weißen Substanz (Figg. 1, 2, 3, 4, 8, 9, 12, 14, 15). Diese Ganglienzellen lösen sich mit einem Theil ihrer Fortsätze in das Nervenetz der weißen Substanz auf (Fig. 5 *gz*). Bei sehr dünnen, gut gelungenen Osmiumpräparaten sind diese Verhältnisse viel leichter zu beobachten, als die gleichen

<sup>1</sup> Beim Stöhr hat sie GORONOWITSCH beschrieben.



der grauen Substanz. Dieses nervöse Netz habe ich, wenn auch nur stellenweise, mit dem GOLGI'schen Verfahren zur Anschauung bringen können. Man kann an solchen Bildern, besonders an Stellen, an denen breite Achseneylinder liegen, wie in den ventralen Längsbündeln, gut erkennen, dass es sich nicht um ein bloßes Aneinanderlagern von Nervenfasern, sondern um völlig geschlossene Maschen handelt (Fig. 29), und dass die in der weißen Substanz gelegenen kleinen Ganglienzellen mit diesem Netze zusammenhängen. Es liegt schon in der Natur der Sache, dass das Netz nicht überall geschwärzt und in Folge davon die Netzfäden unterbrochen sind. Solche Bilder werden dann den Eindruck eines unzusammenhängenden Filzwerkes hervorrufen. Beeinträchtigt wird dieser Eindruck jedoch durch den Umstand, dass auch an solchen Präparaten die polygonal angeordneten, verzweigten Fäden überall in gleichen Abständen sich zeigen. Wenn wir aber solche Präparate längere Zeit betrachten und zwar, was ja zur richtigen Erkenntnis des Sachverhaltes wegen der Dicke der Präparate nöthig ist, bei verschiedener Tubuseinstellung, so werden wir an manchen Stellen die geschlossenen Maschenräume eben so deutlich erkennen können, wie dieses die bildliche Darstellung zeigt (Fig. 29).

An manchen meiner Querschnittpräparate aus den oberen Theilen der lateralen Längsbündel und zwar von Stellen, an denen sehr feine markhaltige Längsfasern, zum Theil aber auch marklose Fasern liegen, sind die feineren Verzweigungen der stärkeren Nervenfasern geschwärzt (Fig. 18). Es sind Äste von markhaltigen Längsfasern, zum Theil solche gröberer Fasern aus der grauen Substanz (*gs*), die sich in den lateralen Längsbündeln verzweigen. Allerdings endigen solche Endverzweigungen zumeist, ohne sich mit einander verbunden zu haben, doch konnten an manchen Stellen auch geschlossene Maschen beobachtet werden (*n*, *n'*).

Das Nervennetz der weißen Substanz ist, je nach der Stelle seines Vorkommens, ein sehr verschieden weites und auch die Dicke der Netzfäden steht mehr oder weniger mit der Weite der Netzmaschen im Zusammenhang (Figg. 18, 30). Aber man muss zahlreiche Präparate durchgesehen haben, um ein richtiges Bild von dem Netze zu gewinnen.

Weitere Details übergehe ich, da das richtige Bild von der Struktur der weißen Substanz, von der das nervöse Netz doch nur einen Theil vorstellt, erst durch die im dritten Abschnitt vorliegender Arbeit erfolgende Schilderung der größeren Verhältnisse gewonnen werden

kann. Hier möchte ich nur noch bemerken, dass man oft, ohne das feinere Netz zur Darstellung gebracht zu haben, netzförmige Verbindungen zwischen stärkeren Nervenfasern in der weißen Substanz beobachten kann (Fig. 17  $n, n'$ ). Solche Verbindungen sind viel häufiger zu beobachten, als das feine Netz.

Das Nervenetz der weißen Substanz hängt kontinuierlich mit jenem der grauen Substanz zusammen (Fig. 22) und ist an der Neurogliahülle in sich abgeschlossen. Es ist das ein Verhalten, das nach den von mir und RAWITZ beschriebenen Verhältnissen bei wirbellosen Thieren und nach dem Verhalten im Rückenmarke der Plectognathen, durchaus nichts Überraschendes bietet.

Mit der GOLGI'schen Methode lässt sich das Nervenetz der grauen Substanz nie so gut darstellen, als jenes der weißen Substanz, doch ist es mir in der letzten Zeit an Präparaten, die über sechs Monate in chromsaurem Kali gelegen hatten, gelungen, Verbindungen zwischen den Verästelungen von Nervenfasern (es handelt sich hier wahrscheinlich um Fasern aus den Hinterwurzeln) darzustellen. Ich besitze ein Präparat, welches ich mit Hilfe des Zeichenapparates abbilde (Fig. 25), und an welchem sehr deutlich vier solche Verbindungen ( $n - n''$ ) sichtbar sind.

Da man also durch die GOLGI'sche Methode mit dem Nervenetz der grauen Substanz nicht viel anfangen kann, so will ich meiner bisherigen Beschreibung Einiges darüber nach Beobachtungen an Osmiumsäurepräparaten nachtragen, bei welcher Gelegenheit ich auch noch einzelne Verhältnisse der Neuroglia einschalte.

Das centrale Nervenetz der grauen Substanz besitzt nicht überall gleich weite Maschen. Am engmaschigsten ist es in den hinteren Hörnern (Fig. 7  $p'$ ), wo die Maschenräume 0,006—0,011 mm betragen. Aber auch an einem und demselben Orte können die Maschenräume sehr verschieden weit sein; so habe ich aus den vorderen Hörnern, nicht weit unterhalb des Centralkanals bei *Salmo* gefunden, dass, während auf der einen Seite derselben Ganglienzelle die feinsten Maschen sich befinden (0,004 mm), auf der anderen Seite ein verhältnismäßig grobmaschiges Netz (bis 0,041 mm) sich ausbreitet (Fig. 21).

Variirt auch die Feinheit des Nervennetzes in den Vorderhörnern, so kann man doch behaupten, dass es hier im Allgemeinen grobmaschiger als an anderen Orten ist. In den Hinterhörnern findet man ausschließlich ein durchaus gleich weites Netz (Fig. 7).

Da das nervöse Netz mit dem neuroglialen Netze auf das innigste verwoben ist — ohne dabei mit demselben organisch zusammen-

zuhängen, — so leuchtet ein, dass man es auf größeren Strecken im Zusammenhange nicht darstellen kann und man darum stets ein unzusammenhängendes, doch immerhin sehr deutlich geschlossenes Netz auf dem Gesichtsfelde erhält (Fig. 21), ganz ähnlich dem, welches ich für *Orthogoriscus* dargestellt habe<sup>1</sup>.

Die Neuroglia kommt in der grauen Substanz des Knochenfischrückemarks ebenfalls in der Netzform vor. In den Knotenpunkten lagern Kerne, was jedoch, obgleich es an gleich zu erwähnenden Stellen so ist, doch nicht ganz schematisch genommen werden kann. Es giebt oft ausgedehnte Stellen, an denen man in dem Netz kaum fünf bis sechs Zellkerne zu erkennen vermag, während ein gleich großes Stück einer anderen Stelle 30 bis 40 Zellkerne enthält. Ein neurogliales Netz, an dem jeder Knotenpunkt einer Zelle entspricht, wie ich ein solches bereits für *Orthogoriscus* beschrieben habe, kommt auch bei den untersuchten Knochenfischen vor (Fig. 21).

Es ist wohl auch anderen Forschern aufgefallen, dass die beiden Oberhörner der Knochenfische unter Anderem durch ihren Kernreichtum sich auszeichnen (Figg. 1, 2, 3, 4, 8, 9, 12 *hh*), was von den Neurogliazellen herrührt. Während innerhalb dieses Netzes in den grauen Oberhörnern alle Knotenpunkte einer Zelle entsprechen (Fig. 7 *p'*), so werden schon in der nächstangrenzenden weißen Substanz die Zellen im Netze seltener (*p*). Ähnlich verhält es sich auch an anderen Stellen der grauen, wie in der weißen Substanz. Auch ist zu bemerken, dass die Zellkerne der kernreichen Neuroglia in der grauen Substanz die Größe der Zellkerne an anderen Stellen der Neuroglia in der grauen Substanz um Vieles übertreffen. Bei den verschiedenen Knochenfischen ist die Anordnung dieser großkernigen Neuroglia in den Oberhörnern eine verschiedene und auch bei einer und derselben Art können in verschiedenen Gegenden des Rückenmarkes untergeordnete Differenzen in der Anordnung auftreten. Bei *Salmo fario* (Fig. 9) sind die beiden Ränder der Oberhörner (*hh*) mit einer solchen Neuroglia durchwoben, doch kommen auch inselförmige Einlagerungen davon vor. Von den inneren Rändern der Hinterhörner zieht ein Streifen solcher Neuroglia unterhalb des Centralkanals, jedoch von diesem etwas entfernt, bis knapp an die Unterhörner. Im hinteren Abschnitt des Rückenmarkes ist es dann der äußere Rand der Oberhörner, von dem aus diese Neuroglia sich auf die laterale, obere Seite fortsetzt (Fig. 10). Bei *Perea* (Fig. 12) ist die Spitze der

<sup>1</sup> l. c. Figg. 15, 16, 18.



Oberhörner mit dieser Neuroglia beinahe ausgefüllt und zieht von hier aus durch die Mitte der Oberhörner bis zum Centralkanal. Bei *Esox* und *Cyprinus carpio* (Figg. 1, 2, 8) verhält sie sich in so fern ganz gleich, als sie sich bei beiden Fischen auf die Hinterhörner beschränkt, die von ihr sehr dicht durchwoben werden. Auch bei *Anguilla* setzt sich diese großkernige Neuroglia von den Hinterhörnern, wo sie ähnlich vertheilt ist, wie bei *Esox* und *Cyprinus carpio*, weiter nach unten fort. In dem vorderen Theil des Rückenmarkes zieht sie sich allerdings als sehr spärliches Gewebe bis in die Mitte der Unterhörner (Fig. 3). Im hinteren Theil des Rückenmarkes (Fig. 4) ist diese Neuroglia zwischen den Ober- und Unterhörnern reichlicher.

Dass innerhalb der Neuroglia der grauen Substanz jene monströs großen Zellen vorkommen, wie in der weißen Substanz, ist mir unwahrscheinlich; wenigstens sind sie mir weder an Karmin- noch an GOLGI'schen Präparaten begegnet.

Nach dem Vorgetragenen befindet sich die Neuroglia bei den Knochenfischen in einem recht primitiven Zustande: Stellenweise ist der embryonale Charakter in Form eines Zellnetzes auf das Schönste erhalten, während allerdings an zahlreichen Stellen, besonders in der ganzen weißen Substanz, die Zellen innerhalb des Netzes spärlicher auftreten. Hierdurch ist ein Anschluss an höhere Vertebraten erreicht.

---

Zum Schlusse dieses Kapitels möchte ich nur noch einmal auf eine kritische Erörterung jener Auffassung, nach welcher die motorische Nervenfasern im Rückenmarke entspringt, die sensible aber bloß dort enden soll, um so mehr einlassen, als die Widerlegung dieses bisher nicht erfolgte.

Zu jener Auffassung trugen His' histogenetische Beobachtungen bei. Nach seinen Befunden<sup>1</sup> entwickeln sich aus den embryonalen Zellen der Medullarröhre zweierlei Elemente. Es sind die »Spongioblasten« und »Neuroblasten«; erstere liefern das neurogliale und letztere den größten Theil der nervösen Gewebe im Rückenmarke. Ein Theil der nervösen Gewebe soll durch Einwachsen aus den Spinalganglien in das Rückenmark entstehen. Die Spongioblasten sollen anfänglich unipolar sein und ihr Fortsatz wächst entweder durch die vordere

---

<sup>1</sup> W. His, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Marke. Abhandlungen der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. Mathem.-physische Klasse. Bd. XV. 1889.

Rückenmarkskommissur auf die andere Rückenmarkshälfte hinüber oder er geräth als Wurzelfaser in den motorischen Nerven außerhalb des Rückenmarkes oder wird zu Längsfasern. Solche nach außen gelangende Zellfortsätze sollen dann, lediglich als solche und ohne Hinzutritt anderer ektodermaler Elemente<sup>1</sup>, enorm auswachsen, bis sie schließlich die übrigen embryonalen Gewebe durchbrechend, mit großer Sicherheit ihrem Endigungsbezirk entgegengehen, wo sie in Form eines Endbäumchens in eine Muskelfaser etc. einwachsen. Die wirkliche Beobachtung reicht jedoch bloß bis zur Stelle, wo der Nerv aus dem Rückenmarke austritt, das Übrige ist nur Annahme.

In den Spinalganglien sollen die beiden Fortsätze jeder Ganglienzelle nach verschiedenen Richtungen auswachsen. Der innere Fortsatz geräth auf diese Weise dorsalwärts in das Rückenmark und verästelt sich dort in Endbäumchen; der distale Fortsatz wächst in periphere sensible Bezirke und endigt dort blind.

Diese auf ontogenetischem Wege gewonnenen Resultate von HIS versuchten sodann S. RAMÓN Y CAJAL<sup>2</sup> und M. v. LENHOSSÉK<sup>3</sup> zu bestätigen.

Aus RAMÓN Y CAJAL's mittels der GOLGI'schen Methode an Hühnerembryonen vom vierten Bebrütungstage an angestellten Untersuchungen erfahren wir, dass der dicke Fortsatz der Neuroblasten in die Länge wächst und so wie es HIS angegeben hatte, entweder zu einer Kommissuralfaser der vorderen Kommissur, oder zu einer peripheren motorischen Nervenfibrille wird.

Bis auf diese Angaben hätte ich gegen diese Beobachtungen durchaus nichts einzuwenden, denn dass ein Wachsthum der Ganglienzellfortsätze innerhalb des Rückenmarkes im Laufe der Ontogenie thatsächlich erfolgt, ist nicht nur a priori anzunehmen, sondern wird auch aus den Abbildungen S. RAMÓN Y CAJAL's evident. Direkt

---

<sup>1</sup> Die Möglichkeit eines Austrittes von Neuroblasten aus dem Rückenmarke, wie dieses auch A. DOHRN gefunden hat, möchte HIS nicht ablehnen, obgleich er so etwas nicht beobachtet hat (doch zeichnet er auf Taf. IV Fig. 39 der citirten Arbeit eine solche ausgetretene Zelle sehr deutlich). Wenn dies aber so ist, was geschieht dann mit diesen Zellen? So ein Verhalten würde ja gegen die HIS'sche Auswachsungstheorie sprechen.

<sup>2</sup> S. RAMÓN Y CAJAL, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle epinière du poulet? *Anatom. Anzeiger*. Jahrg. V. 1890.

<sup>3</sup> M. v. LENHOSSÉK, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von *Pristiurusembryonen*. *Anatom. Anzeiger*. Jahrg. VII. 1892.

hat zwar RAMÓN Y CAJAL dieses, wie aus der Natur des Objektes schon folgt, nicht beobachten können, aber die Folgerung ist durchaus zulässig. Weniger einverstanden kann ich mich mit der Beobachtung CAJAL's erklären, dass dieses Wachstum des dicken Ganglienzellfortsatzes durch eine terminale konische Anschwellung, durch den Wachstumsconus »cônes de croissance« erfolge. Was uns RAMÓN Y CAJAL unter diesem Namen auf seinen GOLGI'schen Präparaten vorführt, ist eine geschwärzte, mit Unebenheiten versehene Verdickung am Ende der dicken Fortsätze der Neuroblasten. Wer steht uns dafür, dass es sich hier nicht um ein durch die Methode verursachtes Artefakt handelt? Aber angenommen den Fall, dass dem nicht so sei, hat denn RAMÓN Y CAJAL auch beobachtet, dass die Wachstumsintensität dieser Faser an genannter Stelle konzentriert sei? Es ist aus phyletischen Verhältnissen viel mehr Grund zur Annahme vorhanden, dass die Neuroblasten von Anfang an eben so unter einander zusammenhängen, als die Spongioblasten, dass aber dieser Zusammenhang mit der GOLGI'schen Methode am allerwenigsten darstellbar ist, scheint gewiss zu sein. Dann würde ein Wachstum selbstverständlich nach allen Richtungen hin ziemlich gleichmäßig erfolgen.

Solche Wachstumskegel erkannte RAMÓN Y CAJAL nicht bloß innerhalb des Rückenmarkes, sondern auch an Achsenzylinderfortsätzen der Neuroblasten, welche bereits die neurogliale Hülle durchbrochen haben und somit außerhalb des Rückenmarkes liegen. Durch letzte Beobachtung soll nun HIS' Wachstumstheorie der peripheren motorischen Faser bewiesen sein. Es scheint mir aber, dass selbst für den anzunehmenden Fall, dass RAMÓN Y CAJAL oder sonst wer an verschiedenen alten Embryonen durch Messungen an der geschwärzten peripheren Faser den Beweis erbringen würde, dass diese Faser wächst, damit noch immer kein Beweis dafür erbracht sein wird, dass diese wachsende Faser auch ein kontinuierlicher Fortsatz einer centralen Ganglienzelle sei. Denn in dem Maße, als außerhalb des Medullarrohres die Verschmelzung der an einander gereihten Zellen zu einer Nervenfaser erfolgt, ändert sich auch die chemische Zusammensetzung des Gebildes und schwärzt sich in Folge dessen, während die embryonalen Bildungszellen sonst ungeschwärzt bleiben.

Die LENHOSSÉK'schen Beobachtungen an Pristiurusembryonen erbringen weiter auch keinen Beweis für die KUPFFER-HIS'sche Auffassung. Nebenbei sei bemerkt, dass die Beobachtung v. LENHOSSÉK's, nach welcher an älteren Embryonen die Verästelung der intramedul-



lären Ganglienzellen eine reichere als an jüngeren Embryonen sei, auch so deuten ließe, dass die bereits vorhandenen gewiss unter einander sich vielfach vereinigenden Fortsätze sich erst bei gewisser Mächtigkeit schwärzen.

Ich kann somit durch die mit der GOLGI'schen Methode erzielten Beobachtungen keine Bestätigung für die KUPFFER-HIS'sche Hypothese erblicken, denn auch bezüglich des Auswachsens der Spinalganglien-Zellfortsätze ist kein genügender Beweis dafür erbracht worden, dass dem nicht auch anders sein könnte, und kann wohl auch schon in Folge der technischen Methode nicht erbracht werden. Insbesondere nicht für extramedulläre Nervenfasern, denn Zellkerne lassen sich durch die GOLGI'sche Methode nicht nachweisen, und damit würde auch die Möglichkeit, an der embryonalen Faser noch den Nachweis einer Andeutung früherer Zellstrukturen zu erbringen, völlig ausgeschlossen sein.

Einer Auffassung, wie die KUPFFER-HIS'sche ist, standen von jeher energische Gegner gegenüber. Der Erste, welcher der zuerst von KUPFFER ausgesprochenen obigen Auffassung entgegentrat, war HENSEN<sup>1</sup>. Er verwarf die Auffassung KUPFFER's, indem er allerdings aus einem theoretischen Grunde annahm, dass die Nervenzellen gleich von Anfang an mit den peripheren Endzellen (Sinneszelle, Muskelzelle, Drüsenzelle) durch Interellularbrücken verbunden seien. Nach HENSEN würden die Nerven niemals ihrem Ende zuwachsen müssen. Ich will weiter unten auf HENSEN's im Allgemeinen durch die Phylogenie gerechtfertigte Anschauung zurückkommen, und will hier nur diejenigen Forscher anführen, die, auf direkte Beobachtungen gestützt, der KUPFFER-HIS'schen Hypothese entgegentraten. BALFOUR<sup>2</sup> war wohl der Erste, der bei den Selachiern beobachtete, dass die vorderen Rückenmarksnerven durch die Verschmelzung von langen Reihen hinter einander lagernder, aus dem Medullarrohre ausgewanderter Zellen entstehen. Dieser Auffassung schloss sich auch VAN WIJHE<sup>3</sup> an. Als ein weiterer Vertreter derselben ist auch BEARD zu nennen, der schon 1888<sup>4</sup> für die Richtigkeit der BALFOUR-

---

<sup>1</sup> V. HENSEN, Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanz der Froschlarve. VIRCHOW's Archiv für Pathologie. Bd. XXXI. 1864.

<sup>2</sup> F. M. BALFOUR, A monograph on the development of elasmobranch fishes. London 1878.

<sup>3</sup> J. VAN WIJHE, Über die Entwicklung des Exkretionssystems und anderer Organe bei den Selachiern. Anatom. Anzeiger. Jahrg. VI. 1888.

<sup>4</sup> J. BEARD, Morphological Studies. Anat. Journal of Microsc. Science. 1888.

schen Angabe eintrat, und später hat er weitere Beobachtungen mitgeteilt, die<sup>1</sup> auf die entschiedenste Weise gegen die KUPFFER-HIS'sche Hypothese sprechen<sup>2</sup>.

Am entschiedensten wäre die BALFOUR'sche Beobachtung von dem Entstehen peripherer Nervenfasern durch die Untersuchungen DOHRN's<sup>3</sup> gestützt worden, wenn dieser Forscher nachher in seiner ersten Auffassung, nach welcher die peripheren Nervenfasern aus hinter einander lagernden ektodermalen Zellen entstehen, nicht wankend geworden wäre. Er hält jetzt jene Zellen für mesodermale, und neigt mit einiger Unsicherheit der HIS'schen Auswachsungstheorie zu<sup>4</sup>.

Auch die ontogenetische Anlage der hinteren Rückenmarkswurzeln spricht — mögen wir mit BALFOUR annehmen, dass die Ganglienleiste bloß den hinteren Wurzeln entspricht, oder uns der Auffassung ONÓDI's<sup>5</sup> anschließen, wonach auch die Spinalganglien sich aus der Leiste entwickeln — entschieden gegen jene Auffassung, nach welcher die hinteren Nervenwurzeln in das Rückenmark einwachsen. Denn ist die Anlage der hinteren Nervenwurzeln an dem Rückenmark vorhanden, und für die Richtigkeit dieser Thatsache sprechen die zahlreichen gleichlautenden Beobachtungen BALFOUR's, VAN WIJHE's, RABL's, ONÓDI's, DOHRN's u. A., so ist es geradezu unverständlich, warum die hinteren Nervenwurzeln in das Rückenmark einwachsen sollen. Die durch die GOLGI'schen Methoden erzielten Resultate lassen sich ganz anders deuten. Aber auch zahl-

<sup>1</sup> J. BEARD, The transient Ganglion Cells and their Nerves in Raja batis. *Anatom. Anzeiger*. Jahrg. VII. 1894.

<sup>2</sup> Freilich ist v. LENHOSSÉK hierüber anderer Ansicht; er äußert sich in seiner letztetirten Arbeit folgendermaßen: »Um so befremdender muss es erscheinen, wenn noch in allerletzter Zeit unter vollkommener Ignorirung der neueren Leistungen der Neurohistologie auf Borax-Karmin- oder ähnliche Präparate hin die älteren Anschauungen über kettenartige Verbindungen von Achsencylindern aufgefrischt wurden, wenn Nervenfasern abgebildet sind, die an beiden Enden in Nervenzellen einmünden, eine Darstellung, die den Grundprincipien unserer heutigen Erkenntnis zuwiderläuft.« Zu einer solchen Darstellung lässt BEARD sich hinreißen und hat noch die Kühnheit, zwei Ganglienzellen so zu zeichnen, dass sie mit einander verbunden erscheinen; eine Abbildung, die nach der Ansicht Herrn v. LENHOSSÉK's bloß aus der Phantasie des Autors entsprungen ist!

<sup>3</sup> A. DOHRN, Nervenfaser und Ganglienzelle. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. X. 1891.

<sup>4</sup> A. DOHRN, Die SCHWANN'schen Kerne der Selachierembryonen. *Anatom. Anzeiger*. Jahrgang VII. 1892. pag. 348.

<sup>5</sup> A. ONÓDI, Über die Entwicklung der Spinalganglien und der Nervenwurzeln. *Mathem.-naturwiss. Berichte aus Ungarn*. Bd. II. 1883/1884.

reiche gut bekannte Thatsachen aus der Anatomie des peripheren Nervensystems stehen damit nicht im Einklang, dass die periphere Nervenfasern ein einziger kontinuierlicher Zellfortsatz sei. Ich erinnere nur an die in die periphere Nervenfasern eingeschalteten bipolaren Ganglienzellen der Trematoden<sup>1</sup> und ähnlicher Zellen mancher Mollusken<sup>2</sup>. Innerhalb dieser Nerven schwillt eine Nervenfasern ganz allmählich oder auch plötzlich in eine Ganglienzelle an, welche wieder nach Art einer Spinalganglienzelle der Teleostier mit einem oder mit zwei Fortsätzen sich im Nervenbündel fortsetzt. Wie wäre dieses anders zu deuten, als dass der periphere Nerv aus hinter einander gelagerten ektodermalen Zellen entstanden sei, von denen sich welche in Form eingeschobener Ganglienzellen weiter erhielten. Oder sind solche Ganglienzellen etwa mit Spinalganglienzellen der Wirbelthiere vergleichbar? Wie wären aber dann die verschiedenen, theils in einzelnen Organen, theils unter der Haut sich findenden Plexuse mit in ihre Knotenpunkte eingesetzten Ganglienzellen — wie jenes in der Herzwand von Wirbelthieren und Wirbellosen sich befindende Endnetz, oder der Plexus myentericus und ähnliche Bildungen bei Mollusken<sup>3</sup> und Hirudineen<sup>4</sup>, der Plexus in der Armwand von Brachiopoden<sup>5</sup>, der periphere Plexus der Chätognathen<sup>6</sup> etc. — zu deuten? All dies sind Fragen, auf die die Anhänger jener Theorie kaum eine befriedigende Antwort zu geben vermögen.

Ich begnüge mich mit dieser Aufzählung jener Beobachtungen, welche gegen die KUPFFER-HIS'sche Auswachsungslehre und die CAJAL-LENHOSSÉK'sche Kontakttheorie gerichtet sind, und möchte mich nunmehr zur weiteren Begründung der Kontinuitätslehre mich mit einem Thema beschäftigen, das von den Anhängern der Kontakttheorie mit einer gewissen wohlbegründeten Scheu umgangen wird. Ich meine den phyletischen Ursprung des Nervensystems.

Aus K. C. SCHNEIDER's Untersuchungen<sup>7</sup> wissen wir, dass das

<sup>1</sup> J. POIRIER, Contribution à l'Histoire des Trématodes. Arch. de Zoolog. exper. et génér. 2<sup>e</sup> Ser. Tom. III. 1885.

<sup>2</sup> B. HALLER, Beiträge zur Kenntnis der Nerven im Peritoneum von *Doris tuberculata* Lam. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. V. 1884.

<sup>3</sup> A. NALEPA, Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Bd. LXXXVII. 1883.

<sup>4</sup> F. LEYDIG, Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864 und Tafeln zur vergleichenden Anatomie.

<sup>5</sup> J. F. BEMMELN, Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardinia. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XVI. pag. 125. Taf. VII Fig. 9.

<sup>6</sup> O. HERTWIG, Die Chätognathen etc. Jena 1880. <sup>7</sup> l. c.



Nervensystem von Hydra in Gestalt eines zwischen Ektoderm und der ektodermalen Muskellage gelegenen Netzes den ganzen Körper des Polypen überzieht. Es sind zahlreiche Ganglienzellen mit zwei und auch mehreren Fortsätzen, die an genannter Stelle um den ganzen Körper zerstreut liegen und mit ihren Fortsätzen unter einander anastomosiren, d. h. sich verbinden. Hierdurch entsteht aber jenes subektodermale Nervenetz. Bei dieser Vertheilung der Ganglienzellen liegen dieselben selbstverständlich nicht immer in gleichweiter Entfernung, es können zwei bis drei Ganglienzellen oft ganz nahe bei einander liegen; es kann diese Entfernung aber auch eine ganz beträchtliche sein. Auch die Verbindung zwischen je zwei Zellen ist nicht immer derartig, dass zwei Fortsätze zweier Ganglienzellen einfach mit einander verschmelzen, sondern es kann sich der Fortsatz einer Ganglienzelle vielfach theilen, und erst diese Theiläste verbinden sich mit ähnlichen benachbarter Ganglienzellen zu einem recht subtilen Netz. Ist dieses Nervenetz nach dem Mitgetheilten an verschiedenen Stellen ein verschieden weites, so wird der allgemeine Charakter eines gleichweiten Netzes noch an einem bestimmten Orte des Polypenkörpers durch das Auftreten zahlreicherer Ganglienzellen noch weiter beeinträchtigt. In der Nähe der Mundscheibe finden sich nämlich, dicht beisammen liegend, viele Ganglienzellen vor, wodurch dort auch ein dichteres Nervenetz entstehen muss als an sonstigen Stellen<sup>1</sup>. Diese verdichtete Stelle des Nervensystems bildet die phyletische Vorstufe zum Nervenringe der Medusen; ihr Vorhandensein wurde, wenn auch nur für die höchststehendsten Polypen, nämlich den Tubularien, von O. und R. HERTWIG vermuthet<sup>2</sup>.

Die Fortsätze der einzelnen Ganglienzellen der Hydra sind unter einander gleich stark, darum lässt sich auch hierin keine Verschiedenheit unter ihnen feststellen. Manche geben Nebenäste ab, die sich mit Fortzätzen (oder mit Nebenästen solcher) der benachbarten Ganglienzellen verbinden, wobei das Ende des Fortsatzes sich bis zu einer Epithelmuskelzelle oder zu einer Sinneszelle (Nesselzelle) fortsetzt und sich mit ihnen verbindet<sup>3</sup>. Hierin haben wir sensible

---

<sup>1</sup> Diese Darstellung ist nicht bloß nach den Angaben von SCHNEIDER zusammengestellt, sondern auch durch eigene Untersuchungen ergänzt, beziehungsweise in untergeordneten Punkten berichtigt worden. SCHNEIDER beschreibt eine Verdichtung auch an der Fußscheibe, was ich nicht bestätigen kann.

<sup>2</sup> O. und R. HERTWIG, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878. pag. 171.

<sup>3</sup> Beides habe auch ich beobachtet.

und motorische Endigungen vor uns. Die Sinneseindrücke werden durch die percipirenden Sinneszellen den Ganglienzellen des Nervensystems mitgetheilt, die ihrerseits auf die Epithelmuskelzellen wirken. Die ganze Nerventhätigkeit äußert sich somit bei Hydra in einer Reflexwirkung, aus welcher durch O. und R. HERTWIG deren Nervensystem richtig im Voraus erkannt wurde. Aus diesem vorausgesetzten und sich als solches bewahrheiteten Nervensystem der Hydra ist von diesen Forschern das Nervensystem höherer Formen richtig und in ganz eminenter Weise abgeleitet worden. Ich verweise auf ihre Darstellung und bemerke bloß, dass auch HENSEN's vorzüglich durchgeführte Spekulation bereits 1864 zu demselben Resultate führte. Darum brauche ich mich hier auf die weitere Ausführung nur in so fern einzulassen, als meine Ansicht von jener der angeführten Autoren differirt, indem ich auch in dem Nervenringe der Medusen eine Netzstruktur nach dem Verhalten bei Hydra und den höheren Metazoen annehme.

Bei ihrer Darstellung nehmen O. und R. HERTWIG an<sup>1</sup>, dass vor der Zeit der Abspaltung des Nervensystems vom Ektoderm in jenem phyletischen Stadium, da noch sämtliche ektodermale Elemente sowohl die Eigenschaft, Empfindungen wahrzunehmen, als auch Nerven und Muskelthätigkeit in sich vereinigten, diese ektodermalen Elemente unter einander durch Fortsätze verbunden waren. Auf diese Weise gelangte der »Zellverband« zur Geltung, der zwar noch keine ausgesprochene Nerventhätigkeit besaß, doch immerhin auch diese in sich vereinigte. O. und R. HERTWIG denken sich diese Verbindungen nicht aus unvollkommener Zelltheilung im Sinne HENSEN's entstanden, da sie diese Annahme zu »der den Beobachtungen widersprechenden Ansicht führen würden, dass von der ersten Eitheilung an eine Protoplasmaverbindung sich zwischen den einzelnen Theilprodukten erhalten müsste, sondern nehmen an, dass ursprünglich getrennte Zellen erst nachträglich durch Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen Verbindungen eingegangen sind«. Sei dem wie ihm wolle, so viel scheint mir sicher zu sein, dass diese Verbindungen identisch mit den intercellulären Verbindungen gleichartiger Zellen sind, die an den Geweben der fertigen Organismen überall zur Geltung gelangen.

Des Weiteren halte ich es nicht für nöthig, mit HERTWIG anzunehmen, dass nach dem obigen indifferenten Verhalten des Ekto-

<sup>1</sup> l. c. pag. 157—174.

derms die Zellen sich in drei verschiedenen Richtungen hin differenzirt hätten, nämlich in Muskel-, Sinnes- und Ganglienzellen. Es scheint mir vielmehr für viel einfacher und nach den gegebenen Verhältnissen bei der Hydra für zulässiger zu sein, die Sache so aufzufassen, dass ursprünglich die Differenzirung nur nach zwei Richtungen hin erfolgte. Die indifferenten Zellen differenzierten sich in kontraktile und sensible Elemente, die unter einander verbunden blieben. In einem weiteren Stadium der phyletischen Entwicklung scheidet nun die kontraktile Epithelmuskelzelle in sich eine kontraktile Faser ab, wodurch sie zu einer Epithelmuskelzelle wird. Dies ist der Fall bei Hydra und vielen anderen Hydroiden. Die Epithelmuskelzelle besitzt bloß einen Zellkern, der in dem epithelialen Abschnitte liegt. Nun hat aber VAN BENEDEN<sup>1</sup> bei Hydractinia beobachtet, dass bei deren Neuromuskelzellen der muskulöse Abschnitt in so fern von dem epithelialen Abschnitt sich getrennt hat, als er bloß noch durch einen feinen Faden mit demselben verbunden ist. Außerdem besitzt aber auch der muskulöse Abschnitt einen Zellkern. Dieses Verhalten ist nun offenbar so aufzufassen, dass, nachdem die Epithelzelle nach erfolgter Kerntheilung einen Tochterkern an den muskulösen Abschnitt abgegeben hat, dieser sich von seiner Mutterzelle oder der ursprünglichen kontraktilen Epithelzelle abzutrennen beginnt. Die Epithelzelle wäre aber durchaus nicht als Sinneszelle und die Verbindung zwischen ihr und der nunmehrigen Muskelzelle nicht als Nervenfaden im Sinne VAN BENEDEN's aufzufassen. Erstere ist vielmehr zur bloßen Matrixzelle heruntergesunken, während der verbindende Faden lediglich eine indifferente intercelluläre Verbindung darstellt.

Die primäre Sinneszelle, welche in der angegebenen Weise mit der Epithelmuskelzelle verbunden ist, besitzt zu einer Zeit der phyletischen Entwicklung eine doppelte Bedeutung. In dieser Form und Bedeutung ist sie bei der Hydra wenigstens nicht mehr anzutreffen, doch tritt sie bei Carmarina nach O. und R. HERTWIG noch sporadisch auf. Es ist das, obgleich Carmarina schon ein jüngerer phyletisches Stadium als Hydra vorstellt, nicht überraschend, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass ja oft genug bei jüngeren Formen noch einzelne ursprünglichere Einrichtungen sich erhalten, die bereits bei einer älteren Form nicht mehr zu finden sind, dass es keine

<sup>1</sup> E. VAN BENEDEN, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 2<sup>e</sup> Ser. Tom. XXXV. 1874.



schematische Formen giebt, welche alle vorangegangenen phyletischen Einrichtungen aufweisen könnten. Für die Annahme O. und R. HERTWIG's, dass in diesen Zellen der *Carmarina* eine dritte Differenzierungsform des Epithels, nämlich die primäre Ganglienzelle vorläge, ist kein Grund vorhanden. Eine solche Annahme würde die Erklärung bloß complicirter gestalten. Ich erblicke bei *Carmarina* eher ein solches Stadium, in welchem, ähnlich wie an der Epithelmuskelzelle der muskulöse Abschnitt, der gangliöse oder rein nervöse Abschnitt sich von dem sensitiven Abschnitt abzutrennen beginnt. Ist dieses nun so vollständig erreicht wie die Abtrennung der Muskelzelle von der Epithelmatrixzelle bei *Hydractinia*, so haben wir in der nach innen gekehrten Zelle die primäre Ganglienzelle vor uns, während die im Epithel verbleibende Mutterzelle eine Sinnesborste erhält und ausschließlich zur sensiblen Zelle sich gestaltet. Letztere stellt nun im Gegensatz zu jener primären Sinneszelle, die auch die Ganglienzelle in sich fasste, die sekundäre Sinneszelle vor, und ist mit der Epithelmuskelzelle nicht mehr direkt, sondern bloß durch die Vermittelung der primären Ganglienzelle verbunden. In diesem Stadium befindet sich das Nervensystem der *Hydra*. Hiernach würde die Epithelmuskelzelle niemals eine Ganglienzelle aus sich abgeschieden haben, sondern, wie ja das bereits in der ersten Differenzirung der Ektodermzellen begründet ist und bloß zur Produktion der Muskelfaser befähigt sein, während die Abscheidung der Ganglienzelle ausschließlich der primären Sinneszelle zukommt. Während also die die Muskelzelle abscheidende Epithelzelle bei den höheren Metazoen lediglich zu einer embryonalen Bildungszelle degradirt wird, erhält sich die primäre Sinneszelle stets als solche, was eine freie Endigung von Nervenfasern zwischen Epithelzellen etc. vollständig ausschließt. Diese Auffassung ist durch die Beobachtung in vollem Maße gestützt, und nur die Endigung in Endzellen scheint durch neuere Beobachtungen gefährdet. Die zuerst an der Cornea durch Goldehlorydbehandlung gemachte Erfahrung über freie Nervenendigung wurde insbesondere durch F. E. SCHULZE, RETZIUS, v. LENHOSSÉK u. A. durch die GOLGI'sche Behandlungsweise in letzter Zeit an den verschiedensten anatomischen Stellen vermehrt. Nach diesen Beobachtungen sollen Endigungen sensibler Nerven auch intercellulär, und somit ohne sich vorher mit einer »Endzelle« zu verbinden, endigen. Diese Erfahrungen lassen sich auf die einfachste Weise zu Gunsten der phyletischen Evolution erklären. Diese Endigung ist

nur scheinbar eine freie, denn wir wissen, und besonders die Cornea der Wirbelthiere ist hierbei zu berücksichtigen, dass es intercelluläre Verbindungen zwischen gleichartigen Zellen giebt, und die periphere sensible Nervenfasern endigt öfter in diesen. Wir haben somit keine freie, sondern bloß intercelluläre Nervenendigungen in den beobachteten Fällen vor uns.

Die primäre Ganglienzelle besteht außer bei den Cnidariern wohl nirgends mehr, da sie offenbar durch sekundäre Differenzirungen zu den verschiedenen Ganglienzellenarten des höheren Nervensystems sich gestaltete. Diese Differenzirungen sind aus den verschiedenen höheren physiologischen Funktionen der Ganglienzellen höherer Wesen erklärbar. Ich glaube aber auch, dass ein Theil der primären Ganglienzellen in die peripheren Nervenfasern aufgegangen sind (es wären dies die sogenannten Nervenzellen APATHY'S<sup>1</sup>), da diese ja ontogenetisch aus Zellenreihen (deren Elemente wohl auch vorher unter einander zusammenhingen) entstehen.

Wie ich schon öfter in meinen Arbeiten hervorhob, nehme ich an, dass das primäre Nervennetz zum Theil bei der Koncentrirung des Nervensystems in das Centralnervensystem aufgenommen, zum geringen Theil aber als peripheres Nervennetz (die verschiedenen peripheren Plexusse, wie die der Sinnesorgane, im Herzen, den Plexus myentericus, Endplexus im elektrischen Organ) erhalten wurde.

Wie aus den bisher vorgetragenen, phyletisch begründeten Erörterungen hervorgeht, wird die Kontakttheorie auch durch die rein phyletische Evolution aufs höchste gefährdet, denn wie aus den Verhältnissen von Hydra hervorgeht, bildet das Nervensystem stets ein zusammenhängendes Ganzes, aus dem sowohl die Fasern zu den Muskelzellen, als auch jene der peripheren sensiblen Zellen ihren Ursprung nehmen.

Es bleibt noch zu untersuchen, in wie fern die ontogenetischen Beobachtungen sich mit dem phyletischen Verhalten decken.

Die ontogenetischen Untersuchungen müssten, um über diese Frage zu klären, nicht nur auf die Wirbelthiere, wie es bisher geschah, sondern auch auf hierzu besonders geeignete Evertibraten sich ausdehnen. Welche Klasse der Evertibraten (vielleicht die Gordideen) hierzu sich am geeignetsten zeigen, möchte ich einstweilen

---

<sup>1</sup> ST. APATHY. Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden? *Biolog. Centralblatt*. Bd. IX. 1889.

außer Acht lassen, so viel aber steht fest, dass die Wirbelthiere durch eänogetische Verhältnisse beeinflusst, besonders durch die störende Gestaltung des Mesoderms, sich als ungeeignet erweisen. Diese Richtung einhaltend, hat KLEINENBERG eine für unsere Auffassung wichtige Entdeckung gemacht. In einer kleinen Notiz<sup>1</sup> theilt er mit, dass gewisse ektodermale Hautdrüsen gleich vom Beginn ihrer Bildung an mit der Anlage des Nervensystems bei gymnosomen Pteropoden, speciell bei *Clionopsis Krohni*, in organischem Zusammenhange stehen.

Was bisher über die Entwicklung der peripherischen Nerven der Vertebraten besonders durch VAN WIJHE sichergestellt wurde, ist, dass in die Nervenleiste aus dem Medullarrohre fortwährend Zellen (noch keine Ganglienzellen, HALLER) einwandern, um dort die Achsenylinder zu bilden. Diese Anlagen würden dann sowohl durch die genannte Zelleinwucherung, als auch durch die weiteren Theilungen ihrer Zellen, peripher auswachsen.

Aber diese Angaben sind weit davon entfernt, auf die behandelte Frage klares Licht zu werfen, und die Annahme HENSEN's, nach welcher die Anlagen der peripheren Endapparate schon von Anfang der ontogenetischen Entwicklung an durch Verbindungsfäden mit dem centralen Nervensystem zusammenhängen, wird außer KLEINENBERG's Beobachtung zur Zeit nur durch rein anatomische Thatsachen gestützt.

Mit vollem Rechte kann man somit zur Zeit den Anhängern der Auswachsungstheorie mit O. HERTWIG zurufen: »Wenn die Nerven einmal zu ihren Endapparaten auswachsen, warum suchen sie nicht direkt zu ihrem Ziel zu gelangen, wozu müssen sie oft viele Umwege machen, und wozu gehen sie die complicirten und verschiedenartigen Plexusbildungen ein?<sup>2</sup>«

### Die Topographie innerhalb des Rückenmarkes.

Bei der Beschreibung der topographischen Verhältnisse im Rückenmark sollen von den bei dem Menschen und den höchsten Säugethieren, besonders seit FLECHSIG's Untersuchungen eingeführten Benennungen nur die allgemeinsten verwendet werden. Dies ge-

<sup>1</sup> N. KLEINENBERG, Sullo sviluppo d. sistema nervoso periferico nei molluschi. *Monitore Zoologico Italiano*. V. Anno 1894. pag. 75.

<sup>2</sup> O. HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 2. Aufl. Jena 1888. pag. 354.



schieht nicht desshalb, weil ich die Homologien zwischen den Abschnitten des Rückenmarkes der höchsten Säuger und gewissen Abschnitten des Fischrückenmarkes nicht zugeben wollte, sondern weil durch die höhere Differenzirung des Gehirns der ersten, insbesondere durch die Ausbildung der Großhirnlappen, auch gewisse Differenzirungen innerhalb der Rückenmarksbündel sich einstellen mussten. Darum werden gewisse topographisch gleichgestellte Distrikte im Rückenmark der Fische offenbar nicht ohne Weiteres mit den gleichen Distrikten im Rückenmark der Säuger homologisirt werden können, wenn wir auch zugestehen, dass sie Vorstufen zu diesen bilden. Um ein Beispiel anzuführen, so lassen sich die Dorsalstränge der Fische nicht in den GOLL'schen und BURDACH'schen Strang scheiden, denn bei den Fischen sind die Elemente dieser beiden Bahnen noch unter einander vollständig vermengt.

Ich werde immer, wo es mir thunlich erscheint, die bei den höchsten Säugern eruirten Verhältnisse berücksichtigen; jedoch behufs Durchführung einer sicheren Vergleichung zwischen jenen Verhältnissen und denen der Fische bedarf es nicht nur ähnlicher Untersuchungen bei den Fischen, wie sie u. A. besonders FLECHSIG bei den Säugern angestellt hat, sondern es werden auch die Beziehungen des Rückenmarkes der Amphibien und Sauropsiden heranzuziehen sein. In der Erforschung der Längsbahnen ist aber bei diesen letzten zwei Klassen noch sehr wenig geschehen.

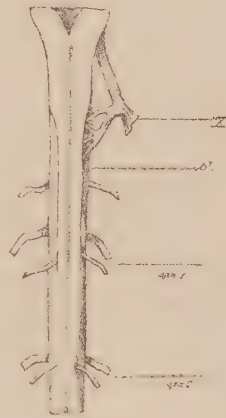
Das Rückenmark zeigt in seiner Gestalt und in einzelnen anderen Punkten unter den verschiedenen Knochenfischen viel größere Verschiedenheiten, als dies frühere Autoren, insbesondere STIEDA<sup>1</sup>, angenommen haben. Ein weiterer Unterschied liegt dann hauptsächlich in der Form der grauen Substanz — worauf übrigens auch frühere Autoren hingewiesen haben, — ferner in der höheren (mehr dorsalen) oder tieferen (mehr ventralen) Lage des Centralkanals, womit gewisse andere Unterschiede verknüpft sind, und in der Anordnung stärkerer und schwächerer Längsfasern, beziehungsweise in der Anordnung der markhaltigen und der marklosen Längsfasern unter einander in den verschiedenen Längssträngen. Aus diesem Grunde glaube ich gut zu thun, wenn ich bezüglich dieser Punkte die verschiedenen untersuchten Rückenmarke von einander gesondert behandle.

<sup>1</sup> L. STIEDA, Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XVIII. 1868. pag. 11.

Ich will mit der Beschreibung des Rückenmarkes von *Esox* beginnen. Hierüber existirt bekanntlich von STIEDA<sup>1</sup> eine im Allgemeinen gute Beschreibung, deren Verständlichkeit durch die sorgfältige Abbildung eines Querschnittes erhöht wird. Ich muss aber auch STIEDA den Vorwurf machen, dass er die Form des Rückenmarkes nicht gehörig berücksichtigt hat. Nach STIEDA »hat ein Querschnitt aus dem vorderen Theil des Rückenmarkes die Form einer Ellipse, deren längerer Durchmesser der Breite des Rückenmarkes entspricht«. Diese Beschreibung entspricht annähernd nur dem mittleren Abschnitt des Rückenmarkes, etwa von den Brustflossen bis hinter den After, seine Abbildung aber<sup>2</sup> ist in den Umrissen sehr willkürlich gehalten und würde am ehesten demjenigen Theil in der Gegend des fünften Spinalnervenpaares entsprechen.

Gleich hinter der Fossa rhomboidalis beginnt jederseits am Rückenmark von *Esox* eine Längsfurche, die, allmählich seichter werdend, schon hinter dem ersten Spinalnervenpaar verstreicht (Textfigur 2 *sl*). Diese Furche ist somit schon beim Abgange der oberen Vaguswurzel vorhanden und stellt die Lateralfurche (Fig. 1 *sl*) vor. Wie bei allen Wirbelthieren, treten aus ihr die oberen Wurzeln der Spinalnerven und des Vagus (Textfigur 2 *x*) heraus. Sie bezeichnet bei *Esox* auch genau die Grenze, an welcher die dorsalen Längsstränge (Fig. 2 *ds*) an die lateralen Längsstränge (*ls*) anstoßen. STIEDA hat diese Verhältnisse in seiner Arbeit über das Rückenmark von *Esox* ganz richtig dargestellt, und zeichnet somit auch die oberen Vaguswurzeln aus der lateralen Furche austretend, dem gegenüber BAUDELLOT in seinem schönen Atlas die oberen Vaguswurzeln fälschlicherweise so darstellt, dass sie dorsal von der Lateralfurche, unweit der Fissura longitudinalis superior (posterior), das verlängerte Mark verlassen<sup>3</sup>.

Fig. 2.



<sup>1</sup> L. STIEDA, Über das Rückenmark und einzelne Theile des Gehirns von *Esox lucius* L. Dissertation. Dorpat 1861.

<sup>2</sup> l. c. Taf. I Fig. 4.

<sup>3</sup> E. BAUDELLOT, Recherches sur le système nerveux des poissons. Paris 1883.

Eine deutliche obere Fissur tritt am Rückenmark erst etwa vor dem ersten Spinalnervenpaare auf, von wo sie sich bis nach vorn, bis kurz vor die Fossa rhomboidalis fortsetzt. Nach vorn zu wird sie immer tiefer, um dann, so zu sagen plötzlich, vor der Fossa rhomboidalis aufzuhören. Somit reicht sie nicht bis in die Fossa (Textfigur 2) hinein. In der Gegend des ersten Spinalnervenpaares ist von ihr bereits nichts mehr zu sehen, da ihre Stelle von Ependymfasern, Gefäßen und etwas mesodermalem Bindegewebe völlig ausgefüllt wird (Fig. 1 s'). Etwa in der Gegend des achten Spinalnervenpaares ist abermals eine, allerdings sehr seichte Vertiefung vorhanden (Fig. 2 s'), die aber am Ende des Rückenmarkes allmählich verstreicht.

Von der Gegend an, wo die Fissura superior hinter der Rautengrube aufhört, bis etwa zum Abgang des dritten Spinalnervenpaares, ist der Querschnitt des Rückenmarkes dem Längsschnitt einer breiten Birne vergleichbar (Fig. 1). Diese Gestalt wird nach vorn der Rautengrube zu noch durch das Vorhandensein der tiefen Fissura superior (posterior) und durch die jederseitige Lateralfurche modificirt, wodurch die Birnform nur noch vollkommener wird. Dazu trägt allerdings auch der Umstand bei, dass der jederseitige, die Dorsalstränge und die Hinterhörner in sich fassende Abschnitt nach vorn zu auf Kosten des darunterliegenden Rückenmarkstheiles bis zu der Stelle, wo die obere Fissur aufhört, immer mehr zunimmt. Vom dritten Spinalnervenpaare an nimmt die Höhe des Rückenmarkes zu Gunsten seiner Breite ganz allmählich ab, wodurch auch beiläufig die Form erreicht wird, welche STIEDA im Querschnitt abbildet. Diese Abnahme der Höhe zu Gunsten der Breite hört bis zum zwölften Spinalnervenpaare nicht auf, so dass die größte Breite des Rückenmarkes um  $2\frac{7}{10}$  seine Höhe übertrifft. Hierdurch erhält das Rückenmark jene etwas abgeplattete Form (Fig. 2), in welcher es im Querschnitt auch von KÖLLIKER<sup>1</sup> abgebildet wurde. Erst hinter der Rückenflasse enthält das Rückenmark eine mehr cylindrische Form.

Was die Lage, Form und Weite des Centralkanals betrifft, so ist der in die Rautengrube mündende Theil des Centralkanals weit und spaltförmig; allmählich verengt er sich jedoch von oben nach unten und ist in der Gegend, wo die letzten Zellen der oberen Vaguswurzeln aufhören, rund und eng. Von dieser Stelle an wird er

<sup>1</sup> A. KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre. Bd. II erste Hälfte. Leipzig 1893. pag. 166.



ungemein eng, doch behält er seine frühere runde Form. Etwas vor dem ersten Spinalnervenpaar beginnt er sich allmählich zu erweitern (Fig. 1), um schließlich bis in die Gegend der Abplattung des Rückenmarkes um etwa das Sechsfache seines früheren Volums zuzunehmen. Er erscheint hier im Querschnitte von ovaler Form (Fig. 2). Diese Weite und Form erhält sich mit einiger Verengung bis zu der Stelle, an der das Rückenmark im Querschnitt eine runde Form annimmt, von da nimmt er dann rapid an Weite ab. Erst zu Ende des Rückenmarkes erweitert er sich um ein Geringses. Der Centralkanal liegt bei *Esox* stets in der Mitte der zwischen Ober- und Unterhörnern sich befindenden grauen Substanz (Figg. 1, 2).

Die graue Substanz verhält sich je nach den Abschnitten des Rückenmarkes etwas verschieden in Form, was durch die Form des Rückenmarkes bedingt wird. Im vordersten hohen Abschnitt zeichnet sich somit die ganze graue Substanz mehr durch ihre Höhe (Fig. 1), und im hinteren Abschnitt mehr durch ihre Breite (Fig. 2) aus. Die Vorderhörner sind stets mächtig entwickelt, haben bald eine mehr schlanke (Fig. 1), bald etwas breitere (Fig. 2) Gestalt mit annähernd konkaver äußerer und konvexer innerer Begrenzung. Nach oben zu verschmelzen die beiden Unterhörner in jenes Mittelstück der grauen Substanz, das vom Centralkanal durchbohrt wird. Dieses Zwischenstück ist im vordersten Rückenmarksabschnitte ebenfalls hoch und schlank (Fig. 1). Im hinteren Rückenmarksabschnitte, wo die Unterhörner in Folge der Rückenmarksgestalt etwas dorsalwärts rücken, büßt das Mittelstück von seiner früheren Ausdehnung ein, wozu auch die große Weite des Centralkanals beiträgt (Fig. 2). Dorsal setzt sich das Mittelstück jederseits in das Unterhorn fort. Dieses sind beim Hecht sehr schlanke, hornförmige Gebilde, etwas kompakter im vordersten (Fig. 1 *hh*), nur wenig diffuser im hintersten Rückenmarkstheil (Fig. 2 *hh*). Sie werden beim Hechte nach Karminfärbung auffallend intensiv tingirt, was hauptsächlich durch die massenhaften kleinen Neurogliazellen bedingt wird.

Was die Vertheilung der Ganglienzellen betrifft, so liegen sie bekanntlich bei den Knochenfischen hauptsächlich in den Unterhörnern, wo ja auch die größten unter ihnen sich vorfinden. Sie lassen sich ihrer Lage nach nicht in besondere Zellgruppen oder Zellsäulen scheiden, welche ich bei den in dieser Hinsicht alten Knochenfischen, den Plectognathen, durchführen konnte<sup>1</sup>, denn in

<sup>1</sup> l. c.

der Nähe und lateral vom Centralkanal liegen beim Hechte gar keine Ganglienzellen mehr, sondern die innere Zellgruppe — wie ich jene lateralwärts vom Centralkanal sich findenden Ganglienzellen bei den Plectognathen nannte —, ist auch beim Hechte wie bei dem größten Theil der Knochenfische in die äußere Gruppe, die im Unterhorn liegt, eingertückt. Dafür bietet die Bachforelle, wie wir weiter unten sehen werden, noch einzelne Anhaltspunkte. Die größten Ganglienzellen messen 0,58 mm und liegen hauptsächlich oben in den Unterhörnern (Figg. 1, 2, 13), doch können größere Ganglienzellen ab und zu auch eine mehr ventrale Lage annehmen. Die kleinsten Ganglienzellen der Vorderhörner messen 0,09 mm und sind zwischen die großen eingestreut. In der Form sind zwischen größten und kleinsten Ganglienzellen alle möglichen Übergänge vorhanden.

Die meisten Ganglienzellen befinden sich in der Nähe des Abganges einer vorderen oder motorischen Wurzel, es wäre jedoch irrthümlich anzunehmen, dass im ganzen Bezirke der Wurzel die meisten Ganglienzellen liegen. Wenn man die ganze Querschnittsserie einer motorischen Nervenwurzel durchmustert, so wird man zwar an manchen Schnitten allerdings sehr viele Ganglienzellen antreffen, aber auch finden, dass hauptsächlich peripher ventralwärts liegende Ganglienzellen in großer Zahl vorhanden sind, von welchen viele bis tief in die Nervenwurzeln, ja sogar in deren extramedullären Theil (Fig. 13) eindringen. Zugleich findet man, dass manche von den oberen Regionen der Ganglienzelllage stellenweise ausfallen können. Die Annahme ist gerechtfertigt, dass jene periphersten, zu unterst gelegenen Ganglienzellen ohne Unterbrechung sich dem ganzen Rückenmark entlang fortsetzen. Mit geringer Modifikation lässt sich das auch von der obersten Zellregion, von jener nämlich, in welcher die größten Zellen am häufigsten sich vorfinden, behaupten, während die Stelle zwischen diesen zwei Regionen, besonders zwischen zwei hinter einander liegenden Nervenwurzeln, oft sehr zellenarm ist. Obgleich die Ganglienzellen in der oberen Region des Unterhornes eine ziemlich kontinuierliche Zellsäule darstellen, so sind doch geringe Lücken in derselben vorhanden, was daher rührt, dass hier die Ganglienzellen nach der Längsachse des Rückenmarkes in Gruppen angeordnet sind (Fig. 24  $gz^I$ — $gz^{II}$ ), zwischen denen Bündel ( $s$ ), aus Ependymfasern, kommissuraler und anderer Nervenfasern bestehend, aus der grauen ( $gs$ ) in die weiße ( $lf$ ) Substanz ziehen. Diese Ganglienzellgruppen entsprechen nicht etwa einer metameren Anordnung, denn zwischen zwei Metameren sind sie in größerer Zahl vorhanden.

Fällt nun ein Seriensechnitt zwischen je zwei solche Zellgruppen, und noch dazu an eine Stelle, an die zellenarme mittlere Region der Ganglienzellen, so werden auf jenem Schnitte nur sehr wenige Ganglienzellen vorhanden sein. Da bei der oben beschriebenen gruppenförmigen Anordnung der Ganglienzellen eben so wenig eine Gruppe mit einer gleichen der anderen Seite zusammenfällt, als die Zellenarmuth der mittleren Zone mit einer gleichen Stelle der anderen Seite, so kann es sich ereignen, dass, während auf demselben Schnitte die eine Hälfte des Rückenmarkes wenige Ganglienzellen aufweist, die andere Hälfte von denen viel mehr besitzt. Die größte Zahl von Ganglienzellen, die ich auf einem Schnitte beobachten konnte, überschreitet nur selten die Zahl zwanzig. Querschnitte, in denen in dem einen Unterhorne nicht wenigstens drei bis vier Zellen zur Beobachtung gelangt wären, habe ich nie gesehen, woraus folgt, dass bei dem Hecht die Ganglienzellsäule in den Vorderhörnern nirgends ganz unterbrochen ist, und somit ist es auch nicht möglich, zellenleere Schnitte zu erhalten, wie sie FRITSCH<sup>1</sup> bei *Labrus* beobachtet hat.

Mit Ausnahme einiger kleinerer Ganglienzellen (Fig. 1 rechts) gelangen solche aus den Unterhörnern beim Hechte im vorderen Abschnitte des Rückenmarkes nicht bis zum Centralkanal hinauf. In dem hinteren Abschnitt jedoch rücken mit den Unterhörnern auch die Ganglienzellen weiter nach oben, und die obersten unter ihnen kommen sogar in eine horizontale Ebene mit dem Centralkanal zu liegen (Fig. 2).

Bekanntlich beschränken sich die Ganglienzellen bei jenen Knochenfischen, bei denen es zu einer Sonderung der weißen von der grauen Rückenmarkssubstanz gelangt, nicht ausschließlich auf die Unterhörner. Aus dem Wurzeltheil der Oberhörner des Hechtes hat bereits STIEDA kleine Ganglienzellen beschrieben und abgebildet. Diese Beobachtung STIEDA's kann ich bestätigen, denn auch mir gelang es, in der Gegend der oberen (hinteren) Kommissur (Fig. 1, 2 *m*) solche Ganglienzellen unter den Vorderhornwurzeln zu beobachten (Fig. 1 rechts). Immerbin sind diese Zellen sehr selten und es bedarf der Durchsicht sehr vieler Schnitte, bevor man eine solche Zelle aufzufinden vermag. Diese Ganglienzellen möchte ich als untere Oberhornzellen bezeichnen.

<sup>1</sup> G. FRITSCH, Das Gehirn und Rückenmark des *Gymnotus electricus*, in: C. SACHS' Untersuchungen am Zitteraal. Nach seinem Tode herausgegeben von E. DU BOIS-REYMOND. Leipzig 1881.



Wenn auch sporadisch, so fand ich doch auch in den eigentlichen Oberhörnern kleinste Ganglienzellen. Sie sind in größerer Zahl als die unteren Oberhornzellen anzutreffen. Ich möchte sie obere Oberhornzellen nennen. An Horizontalschnitten (Fig. 14) beobachtet man diese Zellen am deutlichsten; sie liegen dann in den Oberhörnern (*gs*) oft auf weiten Strecken von einander, und sind zu-meist kleiner als die kleinsten Zellen der Unterhörner.

Wie auch bei höheren Vertebraten beobachtet wurde, beschränken sich die Ganglienzellen im Rückenmark nicht ausschließlich auf die graue Substanz, sondern es finden sich solche zerstreut auch in der weißen Substanz. Schon STIEDA beobachtete gerade beim Hechte ihr Vorkommen in der sogenannten accessorischen oder MAUTHNER-schen Kommissur, und ich kann dieses bestätigen (Figg. 1, 2 *c*). Nach meinen Beobachtungen kommen zerstreute Ganglienzellen auch in allen anderen Theilen der weißen Substanz vor. Sie finden sich eben so in den ventralen als in den seitlichen und dorsalen Strängen (Fig. 1, 2). Sie gehören zwar zu den kleineren Ganglienzellen des Rückenmarkes, aber hin und wieder beobachtet man auch etwas größere unter ihnen. Oft liegen solche kleinere Ganglienzellen sogar zu mehreren neben einander (Fig. 15 *a*). Manche unter ihnen haben eine auffallend schmale Spindelgestalt und besitzen somit zwei fast eben so dicke Fortsätze, als ihr Zelleib ist (Fig. 15 *b*). Beide oppositipolen Fortsätze verlängern sich in je eine markhaltige Längsfaser, was gleichbedeutend mit der Auffassung ist, dass diese spindel-förmigen Ganglienzellen, nach Art ähnlicher Zellen in den peripherischen Nervenfasern vieler wirbelloser Thiere, in eine Nervenfaser eingeschaltet sind, und somit ihr Vorhandensein aus der Histogenie der Nervenfaser erklärbar ist (s. pag. 46). Die obere (Figg. 1, 2 *m*) und die untere Kommissur (*n*) ist bei *Esox* von gleichartigem Umfange.

Die Ventralstränge (Figg. 1, 2 *rs, rs'*) sind median durch das ventrale Septum (Figg. 1, 2 *s*) getrennt; unten reichen sie bis zur Neurogliahülle, nach oben bis dicht an den Bezirk der unteren Kommissur in der grauen Substanz (*n*). Die beiderseitigen Stränge zusammen haben im Querschnitt eine konische Gestalt. Wo der Conus in Folge der Rückenmarkshöhe ein hoher ist, wird seine Basis schmaler (Fig. 1); dem gegenüber erscheint der Conus im hinteren Abschnitt des Rückenmarkes niedriger, aber bedeutend breiter (Fig. 2). Da bekanntlich die ventralen Stränge die mächtigsten markhaltigen Längsfasern enthalten, so lässt sich ihre Begrenzung gegen die

schmäleren, Fasern führenden Lateralstränge auch da, wo keine motorische Nervenwurzel getroffen wurde, feststellen. Diese Begrenzung liegt an der abgerundeten Kante, welche durch die laterale und ventrale Seite des Rückenmarkes gebildet wird (Fig. 2 *y*). Da die motorische Nervenwurzel nicht bloß aus den ventralen, sondern auch aus den lateralen Strängen Längsfasern in sich aufnimmt, so liegt sie nicht an der Grenze zwischen den beiden Längssträngen, sondern theilweise in dem einen, theilweise in dem anderen Strange (Fig. 2 *vn'*).

Jeder Ventralstrang wird durch die sogenannte accessorische oder MAUTHNER'sche Kommissur (Figg. 1, 2 *c*) in eine obere kleinere und eine untere größere Hälfte geschieden. In der oberen lateralen Ecke des oberen Abschnittes verläuft der Länge des Rückenmarkes nach die MAUTHNER'sche Kolossalfaser (Fig. 1 *M*).

Bezüglich der Details der accessorischen Kommissur und der ventralen Nervenwurzeln wird auf das folgende Kapitel verwiesen, hier sei nur erwähnt, dass die MAUTHNER'sche Kommissur zu Anfang des Rückenmarkes diffus im ganzen unteren Abschnitte der ventralen Längsbündel sich vertheilt (Fig. 1, 13) und erst in der Gegend des vierten Spinalnervenpaares sich zu konsolidiren beginnt. In dieser Form (Fig. 2) erhält sie sich dann bis gegen das Ende des Rückenmarkes hin, um dort abermals diffus zu werden. Bezüglich der ventralen Nervenwurzeln konnte ich beim Hechte an den zwei vordersten motorischen Nervenwurzeln öfter beobachten (wenn auch nicht als Regel), dass der Nerv mit zwei getrennten ventralen Wurzeln aus dem Rückenmarke tritt (Fig. 13) und erst außerhalb desselben sich zu einem einheitlichen Bündel (*lvn'*) vereinigte. In diesem Falle liegt nicht etwa eine Vereinigung zweier hinter einander liegender Nerven vor, sondern die Erscheinung lässt sich so deuten, dass ein großer Theil der aus dem lateralen Längsstrange herrührenden Wurzelfasern (*b*), von der Hauptwurzel (*a*) getrennt, das Rückenmark verlässt. Diese Beobachtung hat darum ein Interesse, weil sie zeigt, dass Nervenfasern direkt aus Ganglienzellen der grauen Substanz nicht bloß ventral, sondern auch lateral in die Nervenwurzel treten können.

Die lateralen Längsstränge (Figg. 1, 2 *ls*, *ls'*) erstrecken sich von den ventralen bis zu den dorsalen Längssträngen. Auch letzteren gegenüber ist die Grenze der Lateralstränge äußerlich, so lange die Lateralfurche sich erstreckt, wohl markirt (Fig. 1 *sl*). An Querschnitten ist diese Grenze im verschiedenen Bau beider Stränge gegeben (Fig. 2 *x*, *x'*), denn da die Lateralstränge mehr markhaltige

Fasern als die dorsalen Stränge führen, und außerdem dieselben in den Längssträngen auch im Allgemeinen breiter sind, so ist ihr Aussehen ein durchaus anderes. Den Lateralsträngen der anderen von mir untersuchten Knochenfische gegenüber zeichnen sich jene von *Esox* dadurch aus, dass die markhaltigen Fasern sehr gleichmäßige Querdurchmesser besitzen. Bekanntlich werden die Lateralstränge durch aus der grauen Substanz kommende Septen, die unter einander wieder durch Seitensepten verbunden sind, in vielfache Fächer verschiedener Weite abgetheilt. Diese Fächer sind am vollständigsten abgezweigt in der Nähe der grauen Substanz, wo auch die kleinsten Fächer vorkommen; dadurch entsteht hier an den Lateralsträngen des Hechtes (Figg. 1, 2) ein sehr charakteristisches Aussehen. Obgleich nicht so häufig als bei manchen anderen Knochenfischen, so kommt es doch auch beim Hechte vor, dass einzelne Längsbündelchen markhaltiger Fasern in den äußeren Rand der grauen Substanz gelangen, oder dass einzelne markhaltige Längsfasern in der grauen Substanz liegen, doch wird damit die Grenze zwischen grauer und weißer Substanz nicht so gestört, wie z. B. bei der Bachforelle. Dort, wo die Septen (eigentlich nur die Ependymfasern derselben) mit der Neurogliahülle des Rückenmarkes verschmelzen, ziehen sie dieselbe trichterförmig nach innen. Solche trichterförmige oder auf ganz kurzer Strecke als Furche erscheinende Einsenkungen der Rückenmarksoberfläche täuschen nur auf Querschnitten Längsfurchen vor. Man kann aus ihrem Vorhandensein auf den Mangel ausgedehnter Septen in den Strängen schließen. Durch manche solcher Einsenkungen gelangen auch die Gefäße in die Seitenstränge.

Die dorsalen Stränge werden durch STIEDA irrig als vollständig durch markhaltige Längsfasern gebildet dargestellt. Sie (Figg. 1, 2 *ds*, *ds'*) sind unter den Längssträngen des Rückenmarkes nicht nur die schwächsten, sondern unterscheiden sich von den übrigen Längssträngen sehr wesentlich auch dadurch, dass sie wenig markhaltige Fasern führen. Mehr als die Hälfte ihrer Längsfasern sind marklose, äußerst feine Nervenfibrillen. Die Oberhörner liegen inmitten der Dorsalstränge, und somit kommt noch ein Theil derselben lateral von den Oberhörnern zu liegen. An dem medianen, an das Septum superius stoßenden Theil der Dorsalstränge lässt sich eine Differenzirung in einen GOLL'schen und BURDACH'schen Strang zwar nicht beobachten, jedoch kommen oft stellenweise, dem Septum anlagernd, Bündel feinsten markloser Fasern vor, die mög-



licherweise mit jenen in Zusammenhang zu bringen sind. Das dorsale Septum erreicht beim Hechte nirgends eine mächtige Entwicklung.

Bei *Salmo fario* geht das verlängerte Mark ganz allmählich, auch ohne Andeutung einer Fissura posterior, in das Rückenmark (Fig. 9) über. Auch Lateralfurche sind nicht vorhanden. Die Stelle zwischen der letzten Vaguswurzel und dem ersten Spinalnervenpaare, welche noch im Cranium liegt, und welches Rückenmarksstück ich das »intermediäre« nennen will, ist bereits so geformt, wie das anstoßende extracraniale Rückenmark (Fig. 9), d. h. es ist wie dieses im Querschnitte beinahe kreisrund. Erst in der Gegend des zwölften Spinalnervenpaares erfährt das Rückenmark, ähnlich wie bei *Esox*, eine geringe Abplattung, die aber zu Ende des Rückenmarkes wieder ausgeglichen wird (Fig. 10). Gegen sein Ende zu nimmt von dem drittletzten Spinalnervenpaare (Textfigur 2 *sp'*) an das Rückenmark an Volum rascher ab, als dies bis dorthin geschehen war. Auf diese Weise formt sich jenes Stück zwischen dem drittletzten und zweitletzten Nervenpaare konisch. Die oberen Spinalnervenwurzeln treten, wie für zahlreiche Knochenfische genügend bekannt ist, nicht immer in derselben Ebene aus dem Rückenmark ab; für gewöhnlich liegt die eine Wurzel etwas vor der anderen. Dieses Verhalten ist gegenüber dem der unteren Wurzeln, die stets in derselben Ebene das Rückenmark verlassen, auch bei der Bachforelle zu beobachten (Textfigur 3). Die oberen Nerven verlassen stets vor den unteren das Rückenmark.

Von dem vorletzten Spinalnervenpaare an setzt das Rückenmark bis zum letzten Nervenpaare (*vn*) seine allmähliche Verjüngung fort. Dieses Stück ist auffallend kurz. Vom letzten Nervenpaare an verjüngt es sich zu einem kurzen, cylindrisch wurmförmigen Fortsatz (Textfigur 3 *et*, der alsbald endigt. Das letzte Spinalnervenpaar (*vn*) besteht nur aus unteren Wurzeln, obere fehlen vollständig. Die zwei unteren Wurzeln legen sich seitlich fast jenem wurmförmigen Ende des Rückenmarkes an und verlassen erst weiter hinten den Rückenmarkskanal.

Das wurmförmige Rückenmarksende kann zwar als Filum terminale bezeichnet werden, doch hat es mit der gleichnamigen Bildung der höheren Vertebraten, bei denen eine Rückbildung des Rücken-

Fig. 3.



marksendes erfolgte, histologisch nur Weniges gemein. Seine histologischen Verhältnisse erwähne ich weiter unten, und hier bemerke ich nur, dass sein Verhalten bei *Salmo* einfacher ist als nach den Angaben RAUBER's das der Cyprinoiden. Nach E. H. WEBER<sup>1</sup> und RAUBER<sup>2</sup> schwillt das Rückenmark der Cyprinoiden vor seiner Endigung knopfförmig an, und verläuft dann in einen kurzen konischen Abschnitt, der nach RAUBER nur eine hinten geschlossene einfache Epithelröhre ist. Jene knopfförmige Anschwellung befindet sich an der ventralen Seite des Rückenmarkes und soll ausschließlich bindegewebiger (neuroglialer?) Natur sein. Dieses Verhalten ist möglicherweise aus der großen Konzentration des Centralnervensystems der Cyprinoiden erklärbar.

Das Rückenmark von *Salmo fario* zeichnet sich von dem der anderen Knochenfische durch seine cylindrische Form aus. Die beim Hechte — und auch bei *Anguilla* — sich vorfindenden Eindrücke auf der Oberfläche, welche auf Querschnitten wie Längsfurchen aussehen, fehlen bei *Salmo fario* vollständig (Fig. 9). Die graue Substanz hat beiläufig dieselbe Gestalt wie beim Hechte, und auch Größe und Anordnung der Ganglienzellen ist dieselbe. Man findet, nicht allzuweit von dem Centralkanale entfernt, über einander lagernde, birnförmige Ganglienzellen (Fig. 9 rechts), welche mit ihrem Hauptfortsatze nach unten und außen gerichtet sind. Sowohl in der Lage als auch in der Form erinnern diese, nicht auf jedem Schnitte vorhandenen Ganglienzellen, an die von mir bei Plectognathen als Centralzellen aufgeführten Elemente. Wenn auch jene Zellen der Plectognathen näher dem Centralkanal liegen, ganz regelmäßig auf jedem Querschnitte, so möchte ich sie als Homologa jener Zellen bei *Salmo fario* halten. Es hätten dann die Centralzellen bei *Salmo fario* ihre frühere Lagerung, die sie bei den meisten Knochenfischen aufgeben, noch zum Theil behalten.

Die Ganglienzellen in der Wurzel der Oberhörner (Fig. 9) und in diesen selbst sind ganz so angeordnet wie bei *Esox*<sup>3</sup>; auch die

<sup>1</sup> E. H. WEBER, Knoten und unpaarer Faden, mit dem das Rückenmark einiger Fische endet, namentlich bei *Cyprinus carpio*. MECKEL's Archiv. 1827.

<sup>2</sup> A. RAUBER, Die letzten spinalen Nerven und Ganglien. Morphol. Jahrbuch. Bd. III. 1877.

<sup>3</sup> ROHON hat am Rückenmarke von Embryonen der Bachforelle schon nach dem 40. Tage der Befruchtung eigenthümlich große Ganglienzellen beschrieben. Zur Histogenese des Rückenmarkes der Forelle. Sitzungsberichte der math.

Ganglienzellen der weißen Substanz sind in gleicher Zahl vorhanden.

Die Oberhörner führen nicht so viele Gliazellen wie bei *Esox*; sie gruppieren sich bei *Salmo* hauptsächlich entlang des inneren Randes der Oberhörner. Auch der Centralkanal nimmt überall dieselbe Lage ein wie bei *Esox*. Er ist hinter der Fossa rhomboidalis weit, wird aber im Halsmarke sehr eng (Fig. 9); er erweitert sich, wenngleich nicht so stark wie bei *Esox*, im mittleren Theil des Rückenmarkes, wird aber dann gegen das Ende zu wieder eng (Fig. 10), um im Filum terminale — aus seiner früheren Lage, zu Ende aber etwas nach aufwärts zu rücken — abermals sich etwas zu erweitern (Fig. 11).

Ein Unterschied zwischen den unteren Hörnern der Bachforelle und denen von *Esox* besteht darin, dass bei *Salmo* die Anschwellungen derselben in die Seitenstränge, in nächster Nähe der grauen Substanz, ein dichteres Geflecht bilden (Figg. 9, 10) als bei *Esox*, und dass die Maschenräume dortselbst mehr rund als nach der Peripherie zu gestreckt erscheinen. Auch liegen in den weiten Maschen-

---

phys. Klasse der bayer. Akademie. 1884), die neuerdings bei Embryonen von *Salmo salar* L. auch beobachtet wurden (G. RETZIUS, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. V. 1893. pag. 27 etc.). Diese liegen in jeder Rückenmarkshälfte einreihig, bis zur Medulla oblongata reichend, an der dorsalen Oberfläche des Rückenmarkes genau unter der neuroglialen Hülle (Membrana prima, HENSEN). Erst in späterer Zeit werden sie von der wuchernden weißen Substanz zugedeckt, so dass sie in das Rückenmark zu liegen kommen. Die Zellen der einen Seite können mit denen der anderen direkt anastomosiren; außerdem stehen sie in Beziehung mit den dorsalen Wurzeln der gleichen und der entgegengesetzten Seite. Diese Zellen haben ausschließlich nur für das Leben der Larve eine Bedeutung, denn bei dem entwickelten Thiere kommen sie ganz bestimmt nicht vor. Ich habe bei letzteren nie etwas Ähnliches beobachtet, und auch KUPFFER steht auf diesem Standpunkte (KÖLLIKER's Gewebelehre pag. 172, 173). Ich glaube durchaus nicht, dass diese Ganglienzellen des Larvenmarkes etwas mit den REISSNER'schen Zellen der Cyclostomen zu thun hätten, wie dieses ROHON meint, sondern schließe mich der Ansicht KÖLLIKER's (l. c.) an, nach welcher sie mit den bei *Lepidosteus*- und *Raja*-Embryonen durch BEARD (l. c.), sowie durch KUPFFER bei *Accipenser*-embryonen gesehenen (citirt nach KÖLLIKER, l. c.) zu identificiren sind. Bei erwachsenen Thieren sind bisher nur bei *Lophius* ähnliche Zellen durch FRITSCH (Über einige bemerkenswerthe Elemente des Centralnervensystems von *Lophius*. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXVII. 1886) beschrieben worden. Nach BEARD stehen sie bei *Raja* und *Lepidosteus* auch mit extraspinalen Ganglienzellen in direkter Verbindung. Höchst wahrscheinlich haben all die homodynamen Ganglienzellen ihre Homologa auch bei *Amphioxus*.



räumen bei der Bachforelle oft beinahe ausschließlich nur marklose Längsbündel. Marklose und auch markhaltige Längsbündel kommen, in größerer Zahl als bei *Esox*, auch in die Unterhörner zu liegen. Auf diese Weise ist der Übergang der grauen Substanz in die weiße viel kontinuierlicher als bei *Esox*, und die Grenze zwischen den beiden Substanzen ist weniger markirt. Hierzu trägt freilich auch der Umstand bei, dass die Seitenstränge zahlreiche marklose Längsfasern enthalten.

Die Oberhörner stoßen eben so wenig wie bei *Esox* an das Septum superius, sondern werden von demselben je durch ein Längsbündel weißer Substanz getrennt (Fig. 9), und erst im hintersten Abschnitte des Rückenmarkes liegen sie dicht am Septum superius (Fig. 10, 11).

In der weißen Substanz verhalten sich die ventralen Stränge, sowie die accessorische oder MAUTHNER'sche Kommissur jenen bei *Esox* gleich (Fig. 9 c, vs, vs'). Erst weiter caudalwärts verschwindet die accessorische Kommissur scheinbar ganz (Fig. 10), was aus ihrem histologischen Verhalten erklärlich wird. Um die MAUTHNER'schen Fasern herum finden sich auch zu Ende des Rückenmarkes die dicksten Längsfasern, und die Stelle, wo früher die MAUTHNER'sche Kommissur lagerte, wird von feinsten markhaltigen Längsfasern und von vielen zwischen diese eingestreuten marklosen Längsfasern eingenommen. Erst unterhalb dieser Stelle befinden sich wieder markhaltige breite Längsfasern (Fig. 10).

Die Lateralstränge von *Salmo fario* zeigen jenen von *Esox* gegenüber ein abweichendes Verhalten, welches sich hauptsächlich in dem Vorhandensein zahlreicher markloser Längsfasern kund giebt. Man kann wohl annehmen, dass bei *Salmo fario* ein Drittel sämtlicher Längsfasern der Lateralbündel aus feinen marklosen Fasern besteht (Figg. 9, 10 ls, ls'). Die markhaltigen Fasern sind von geringem Kaliber, und erst in dem oberen, dem Dorsalstrange benachbarten Theil der Lateralstränge finden sich zahlreiche breite markhaltige Längsfasern vor, die sich stellenweise zu Bündeln gruppieren (Fig. 9 o). Diese groben Fasern im dorsalen Theile der Lateralstränge sind längs des ganzen Rückenmarkes vorhanden. Im hintersten Abschnitte des Rückenmarkes, von dem drittletzten Spinalnervenpaare an, rücken diese hier nun sehr mächtigen Fasern, zu je einem dichten Bündel gruppirt, immer weiter nach oben, bis sie schließlich in die laterale untere Hälfte der Dorsalstränge gelangen (Fig. 10  $\pi$ ,  $\pi'$ ). Sie nehmen hier an Zahl bedeutend ab, dafür aber an Mächtigkeit

auffallend zu, so dass sie den stärksten Fasern der ventralen Stränge gleichkommen. KÖLLIKER<sup>1</sup> ist wohl der Einzige, der dieser groben Längsfasern Erwähnung thut, doch muss ich ihm darin widersprechen, dass sie sich auch bei *Esox* und *Perca* vorfinden. KÖLLIKER will diese Fasern außer bei *Salmo* und *Barbus* auch bei *Esox* und *Perca* gesehen haben. Ich habe sie bloß bei *Salmo*, den Cyprinoiden und bei *Anguilla* unter den untersuchten Knochenfischen auffinden können. Obgleich ich mit der GOLGI'schen Methode den Ursprung dieser groben Längsfasern nicht ermitteln konnte, glaube ich doch nach dem, was ich an Karminpräparaten gesehen habe, annehmen zu müssen, dass sie theils aus Ganglienzellen der Unterhörner derselben Seite, theils aus solchen der anderen Seite stammen. Für letzteren Fall spricht sehr der Umstand, dass an dem hinteren Rückenmarksabschnitte, wo diese groben Längsfasern sich zu je einem kompakten Bündel gruppieren, jene Kreuzungsfasern, die, aus den Unterhörnern kommend, in die dorsalen Stränge ziehen, am mächtigsten sind (Fig. 10 *m*). Man kann dann diese Kreuzungsfasern bis an die größeren Längsfasern verfolgen. Ihr weiteres Verhalten blieb mir unbekannt, denn obgleich ich im hinteren Theil des Rückenmarkes diese groben Längsfasern fest unter der Wurzel der oberen Spinalnerven antraf (Fig. 10 *π*), so glaube ich doch nicht, dass sie mit den oberen Nerven nach außen gelangen, denn ich beobachtete nie in den oberen Nerven so auffallend dicke Fasern. Weiter unten werde ich noch auf das muthmaßliche Verhalten dieser markhaltigen Fasern zu sprechen kommen.

Die Dorsalstränge der Bachforelle verhalten sich ganz so wie bei *Esox*, d. h. sie führen zahlreiche marklose und nur wenige markhaltige Längsfasern, in Folge dessen sie gegen die Lateralstränge gut abgegrenzt sind (Figg. 9, 10 *ds*, *ds'*). Im vorderen Theil des Rückenmarkes findet man, dorsal in dem Dorsalstrange und denselben von oben ganz bedeckend, ein breites bandförmiges Bündel feinsten markloser Längsfasern (Fig. 9 *p*). Es sind das Längsbahnen, die zum Theil wenigstens sich in dem obersten Vagus Kern in dessen Centralnetz auflösen und somit Verbindungen zwischen diesem Kern und Centren des Rückenmarkes herstellen, zum Theil aber auch als Pyramidenfasern auf die andere Seite der Ventralstränge gelangen; Verhältnisse, die in einer späteren Arbeit erörtert werden sollen.

---

<sup>1</sup> A. KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. II. 1. Hälfte. 1893. pag. 169.

Je näher man an das Filum gelangt, um so zahlreicher treten die neuroglialen Elemente auf. Im Filum selbst (Fig. 11) dominieren dann die Neurogliazellen, doch kommen in der grauen Substanz ab und zu auch Ganglienzellen vor. Um den Centralkanal herum haben die Ependymzellen ihre epitheliale Anordnung vollständig aufgegeben, und um den Kanal findet man mehrschichtige Neuroglia, welche allmählich in die übrige Neuroglia übergeht. Das Septum posterius besteht nicht mehr aus Ependymfasern, sondern wird von dichtgestellten Neurogliazellen gebildet. Ähnlich verhält es sich mit zwei lateralen Septen, die im dorsalen Theil der Lateralstränge liegen. Die Oberhörner erhalten sich sehr gut, und eben so sind die Dorsalstränge gut zu erkennen. Auf diese Weise schließt das Filum terminale ab, ohne am Ende in eine epitheliale Röhre überzugehen.

Die Gestalt des Rückenmarkes von *Anguilla* ist hinter dem verlängerten Marke cylindrisch, wird aber viel früher abgeplattet als bei den bisher betrachteten Teleostiern. Schon in der Gegend des dritten Spinalnervenpaares nimmt das Rückenmark jene Form an und behält sie bis weit nach hinten (Fig. 3); aber seinem Ende zu wird sein Querschnitt abermals rundlich (Fig. 4). Ähnliche Eindrücke auf seiner Oberfläche wie bei *Esox* führt auch das Rückenmark von *Anguilla* (Fig. 3). Die graue Substanz hat eine ganz ähnliche Form (Fig. 3) wie bei *Esox* und *Salmo fario*, doch ist zu bemerken, dass sie gegen das Ende des Rückenmarkes, und zwar schon in der Gegend des zehnten Spinalnervenpaares, insbesondere was die Unterhörner betrifft, der weißen Substanz gegenüber nicht mehr scharf abgegrenzt wird (Fig. 4). Dies rührt zum Theil daher, dass sich den Unterhörnern viele, zumeist marklose Längsbündel beimischen.

Der Centralkanal ist Anfangs weit, wird aber bereits im Halsmarke sehr eng, erweitert sich dann um ein Geringes im mittleren Rückenmarkstheile (Fig. 3), wird aber erst gegen das Ende des Rückenmarkes weit (Fig. 4). Er nimmt dieselbe Lage ein wie bei *Salmo* und *Esox*, d. h. eine senkrechte Linie durch den Centralkanal und durch die beiden Septen (Fig. 3 s, s') hat oberhalb des Centralkanals ihren kürzeren, unterhalb des Centralkanals ihren längeren Abschnitt. Teleostierrückenmarke mit ähnlicher Lage des Centralkanals nenne ich hypocentrale. Auffallend ist bei *Anguilla*, dass die Ganglienzellen viel kleiner als bei *Esox* und *Salmo fario* sind; die größten messen 0,45 mm, die kleinsten aber nur 0,01 mm. Bezüglich der Differenz zwischen größten und kleinsten Ganglienzellen



ist aber annähernd dieselbe, bei *Esox* und *Salmo* wäre sie 49, bei *Anguilla* 44.

Bei dem Aale besteht eine mächtige Entfaltung der Gegend der oberen Kommissur (Fig. 3 *m*). Bei *Esox* war es die große Weite des Centralkanals in dem mittleren Abschnitt des Rückenmarkes, während bei *Salmo* die geringe Abplattung daselbst, die einer starken Entfaltung jener Stelle in den Weg treten. Die Gestalt der Oberhörner ist ganz wie bei *Salmo fario*, und die Neurogliazellen bestehen in eben so großer Zahl und in derselben Vertheilung wie bei *Esox*. Die Oberhörner stoßen nicht an das Septum superius an (Figg. 3, 4). Auch die Dorsalstränge (*ds*, *ds'*) sind ähnlich gebaut wie bei *Salmo fario* und *Esox*. Dem gegenüber zeigt das Verhalten der Ventralstränge manche Abweichungen von *Esox* und *Salmo*. Das Wichtigste ist, dass die beiden MAUTHNER'schen Fasern bei *Anguilla* fehlen. Dies scheint STIEDA nicht aufgefallen zu sein, denn er behauptet, dass er sie bei allen von ihm untersuchten Knochenfischen gefunden habe<sup>1</sup>, und er hat auch *Anguilla* untersucht, von deren Rückenmark er einen Querschnitt darstellt. Auf dieser sehr klein gehaltenen Abbildung sind keine MAUTHNER'schen Fasern zu erkennen. Auch KÖLLIKER erwähnt das Fehlen der MAUTHNER'schen Fasern beim Aale nicht, obgleich er eine Anzahl Knochenfische aufzählt, bei denen sie fehlen, so bei den Plectognathen, *Mormyrus*, *Malapterurus* und *Gymnotus*<sup>2</sup>. Den Siluroiden<sup>3</sup> scheinen somit die MAUTHNER'schen Fasern durchgehends abzugehen. Da sie nun auch bei *Anguilla* nicht vorkommen, so gewinnt FRITSCH's Annahme, nach welcher die MAUTHNER'schen Fasern zur Innervirung der Schwanzmuskulatur dienen sollen, viel an Wahrscheinlichkeit. Ob aber die Annahme FRITSCH's<sup>4</sup>, nach welcher das Fehlen der MAUTHNER'schen Fasern auf eine Auflösung derselben in feinere Fasern zurückzuführen sei — da man in der Gegend, wo diese Fasern sonst lagern, eine Gruppe besonders breiter Fasern beobachten könne —, richtig ist, möchte ich einstweilen dahingestellt sein lassen, da ich bei allen Knochenfischen in der nächsten Nachbarschaft der MAUTHNER'schen

---

<sup>1</sup> L. STIEDA, Studien über das Centralnervensystem der Knochenfische. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XVIII. 1868. pag. 23.

<sup>2</sup> l. c. pag. 169.

<sup>3</sup> Obgleich FRITSCH durch die Darlegung der äußeren Gehirnverhältnisse bewiesen hat, dass *Gymnotus* ein Siluroide ist, wird er in den Lehr- und Handbüchern der Zoologie merkwürdigerweise noch immer zu den Aalen gestellt.

<sup>4</sup> l. c. pag. 342.

Fasern stets die größten Längsfasern vorfand (s. Figg. 1, 2, 8, 9). Wichtig wäre zu erfahren, ob bei den Acanthopsiden (Cobitiden) die MAUTHNER'schen Fasern fehlen, da ja auch bei diesen mächtige Schwanzflossenmuskeln fehlen, und hierin Verhältnisse wie *Anguilla* und zum Theil auch bei Siluroiden bestehen. Das Fehlen jener Fasern bei Cobitis würde sehr für FRITSCH's Annahme sprechen.

Die Gegend der unteren Kommissur unter dem Centralkanal lässt keine Querfaserzüge erkennen, sondern zahlreiche von außen und oben nach innen und unten in die Ventralstränge ziehende Faserbündel, welche die Stelle jener einnehmen (Fig. 3). Auch die accessorische oder MAUTHNER'sche Kommissur (*c*) ist diffuser als bei den anderen untersuchten Knochenfischen, und nur an Stellen, wo untere Spinalnerven das Rückenmark verlassen, ist die Kommissur kompakter. All dieses lässt sich nach Erledigung des nächsten Kapitels erklären. Erwähnt sei noch, dass die accessorische Kommissur sehr hoch liegt, in Folge dessen der obere Abschnitt der Ventralstränge weniger mächtig als bei anderen Knochenfischen ist. Im vorderen und mittleren Theile des Rückenmarkes verhält sich der untere Abschnitt der Ventralstränge gleich wie bei den bisher beschriebenen Knochenfischen. Ein Unterschied tritt erst im hintersten Rückenmarksabschnitte ein. Hier, wo die accessorische Kommissur (Fig. 4 *c*) sehr in den Hintergrund tritt, findet sich, ähnlich wie bei *Salmo fario*, jedoch in höherem Maßstabe, eine breite Schicht vor (*v*), die aus nur wenigen, dünnen markhaltigen Fasern und aus zahlreichen feinsten marklosen Fasern besteht. Unter dieser Schicht findet sich peripher eine etwas dünnere Schicht von groben markhaltigen Längsfasern (*w*) vor. Weniger durch die Breite der Achseneylinder, als durch die immens weiten Markmäntel sind diese groben Längsfasern ausgezeichnet. Die feinsten unter ihnen finden sich centralwärts.

Auch die Lateralstränge (Figg. 3, 4 *ls*, *ls'*) besitzen Eigenthümlichkeiten. Das untere Drittel derselben führt ziemlich gleichweite, feinere markhaltige Fasern, und zwischen dieselben sind viele marklose Fasern eingestreut (Fig. 3, 4 *ll*). Der größere obere Abschnitt der Lateralstränge (*l*) führt bis hinauf zu den Dorsalsträngen eine große Anzahl zerstreut liegender, breiter markhaltiger Fasern. Auf diese Weise sind die Lateralstränge recht deutlich in zwei unter einander liegende Abschnitte getheilt.

Den bisher geschilderten hypocentrischen Rückenmarken gegenüber zeigen die nun als epicentrische aufzuführenden Rückenmarke der Cyprinoiden und bei *Perca* manche Verschiedenheiten.

Von Cyprinoidenrückenmarken habe ich am ausführlichsten jenes von *Cyprinus carpio* untersucht, wesshalb dieses hier geschildert werden soll; die von *Leuciscus* und *Barbus* zeigen ähnliche Verhältnisse.

Die Gestalt des Karpfenrückenmarkes hinter der Rautengrube lässt sich im Querschnitt mit zwei an ihrer konvexen Seite eng an einander lagernden Bohnen vergleichen (Textfigur 4). Somit ist sowohl die obere als auch die untere Längsfissur recht tief; doch verstreichen beide ganz allmählich schon in dem innerhalb des Craniums liegenden Theil des Rückenmarkes. Dieser Rückenmarksabschnitt ist bei den Cyprinoiden auffallend lang. Hierdurch erhält der Rückenmarksquerschnitt eine ovale, ventral etwas abgeplattete Gestalt (Textfigur 5).

Im mittleren Abschnitte erfährt das Rückenmark von unten aus eine geringe Abplattung, wobei jedoch die Höhe die Breite übertrifft und somit jene platte Form, wie bei *Esox* und *Anguilla*, nicht erreicht wird. An seinem Ende wird das Rückenmark rund. Lateralfurchen kommen an der Grenze zwischen den Dorsal- und Lateralsträngen nicht vor, und auch die Oberfläche ist von Eindrücken frei.

Die graue Substanz reicht gleich hinter der Rautengrube mit den oberen Hörnern dorsal bis beinahe an die Neurogliahülle (Textfigur 4); an ihrer lateralen unteren Seite befindet sich ein Fortsatz. Zwischen diesem Fortsatz und dem stark mit Karmin tingirbaren

Fig. 4.



Fig. 5.





Oberhorn ( $k$ ) ist die graue Substanz der eng anstoßenden weißen gegenüber sehr schlecht begrenzt, und beide gehen kontinuierlich in einander über. Die Dorsalstränge ( $ds$ ,  $ds'$ ) reichen hier genau bis an die Spitze des genannten Fortsatzes. Schon etwas weiter nach hinten (caudalwärts) verstreicht dieser Fortsatz der Oberhörner ganz allmählich. In der Gegend des vierten bis fünften Spinalnerven entsteht dann gerade an jener Stelle, wo jener Einschnitt früher sich befand, ein fortsatzartiger Vorsprung an den Oberhörnern. An dem unteren Rande dieses Fortsatzes stößt die Begrenzung des Dorsalstranges an die graue Substanz (Fig. 8). Stellenweise kann dieser Fortsatz etwas zurücktreten (Textfigur 4), doch ist er überall nachweisbar.

Schon im intercranialen Halsmark entfernen sich die Hinterhörner immer mehr von der dorsalen Oberfläche des Rückenmarkes, bis schließlich zwischen ihnen und der Oberfläche ein größerer Raum übrig bleibt (Textfigur 5), als bei anderen Knochenfischen.

Bald hinter der Rautengrube zieht jederseits ein feiner Streifen grauer Substanz hinauf bis zur hinteren Fissur, jedoch bleibt zwischen diesem Stück grauer Substanz und dem Oberhorne eine schmale Stelle übrig, die, ähnlich wie im übrigen Rückenmark, mit Ausnahme seines hintersten Abschnittes, bei allen bisher erörterten Rückenmarken durch Längsbündel ausgefüllt ist (Textfigur 4). Bald darauf, also noch im Halsmarke, legen sich beide Oberhörner dicht an das Septum superius, und bleiben in dieser Lage (Textfigur 5, Fig. 8) bis zum Ende des Rückenmarkes; ein Verhalten, welches ich weder bei *Esox* noch bei *Salmo* und *Anguilla* beobachtet habe. Die eng an einander lagernden und nur durch das Septum superius von einander getrennten Oberhörner machen dann den Eindruck einer einheitlichen Bildung von dreieckiger Gestalt, deren oberer Winkel durch das bei den Cyprinoiden mächtig entfaltete obere Ende des Septum superius (Fig. 8 s) gespalten wird. Ein recht ansehnliches Mittelstück verbindet die Oberhörner mit den Unterhörnern (Fig. 8). Letztere sind weniger umfangreich als bei anderen Knochenfischen, und auch an Schlankheit stehen sie denen anderer Formen nach; dafür machen sie, insbesondere *Salmo* gegenüber, mehr den Eindruck des Kompakten. Wie aus der Beschreibung der verschiedenen Rückenmarke der Knochenfische zu entnehmen, entspricht die Form der grauen Substanz jenem der äußeren Rückenmarksform, und so kommt es, dass auch bei *Cyprinus* die äußere Gestalt und die Kürze des Rückenmarkes, der gedrungenen Körperform der Gattung *Cyprinus*

gemäß, sowie die Lage des Centralkanal mit der Form der grauen Substanz in Zusammenhang steht.

Der Centralkanal zeigt sich gleich hinter der Rautengrube im Querschnitte rund und liegt in der Mitte des Rückenmarkes (Textfigur 4). Bald darauf rückt er sehr tief ventralwärts (Textfigur 5, Fig. 8). Im Gegensatz zu den hypocentrischen Rückenmarken von *Salmo*, *Esox* und *Anguilla*, kommt auf diese Weise etwas über zwei Drittel der Höhenachse des Rückenmarkes über den Centralkanal, und nur ein Drittel unter denselben. Hierdurch wird bei solchen Rückenmarken — ich will sie epicentrische nennen — der Raum für die Ventralstränge in Vergleichung mit dem der hypocentrischen Rückenmarke sehr beengt (vgl. Fig. 8 mit Fig. 9), womit wieder eine geringere Längsfaserzahl einhergeht. Es wird aber auch die Gestalt der grauen Substanz in so fern berührt, als ihr über dem Centralkanal gelegener Theil sich mächtiger entfaltet, wobei die medianen Theile der Unterhörner stark nach aufwärts rücken, und die Ganglienzellen derselben zum Theil über den Centralkanal zu liegen kommen.

Die Koncentration des Nervensystems der Cyprinoiden, insbesondere der Gattung *Cyprinus* — wie sich bekannterweise hauptsächlich in dem Verhalten der Oblongata kund giebt — brachte es offenbar mit sich, dass auch im Rückenmarke in Vergleichung mit anderen Teleostiern verschiedene Modifikationen sich einstellten. Dieses spricht sich vor Allem in der Größe und Zahl der Ganglienzellen aus. Nach meinen Messungen beträgt die Größe der größten Zellen 0,81—1 mm, die der kleinsten aber bloß 0,06 mm; allerdings sind Zellen von 1 mm nicht häufig. Während somit die Größendifferenz zwischen kleinsten und größten Ganglienzellen bei *Salmo* und *Esox* 49, bei *Anguilla* sogar nur 44 betrug, beträgt sie bei *Cyprinus* 75—94, etwas weniger bei *Barbus* (ca. 67), und noch weniger bei *Leuciscus* (63). Dazu kommt noch, dass man in den Unterhörnern zumeist nur sehr große und sehr kleine Ganglienzellen antrifft, und dass die Zahl der mittelgroßen Zellen sehr gering ist. Dieses Verhalten fällt schon an einem einzigen Querschnitt auf (Fig. 8). Die größten Zellen findet man zumeist etwas oberhalb des Centralkanal ganz lateral in dem oberen Theil der Unterhörner (Fig. 8). Sie liegen einzeln in jeder Rückenmarkshälfte. Horizontalschnitte geben über die Lage dieser großen Zellen eine noch genauere Auskunft. Wir erkennen dann bei Vergleichung derselben mit einem ähnlichen Schnitte von *Salmo* oder *Esox*, dass die Lage dieser größten

Ganglienzellen (Fig. 23 *z*) genau den einzelnen Zellgruppen (Fig. 24 *gr*) in der oberen Zellregion jener Fische entspricht. Wir sehen zugleich, dass um diese großen Zellen herum sich keine mittelgroßen gruppieren, sondern bloß kleinste Ganglienzellen sich ihnen anschließen. Hieraus ist wohl der Schluss zu ziehen, dass die großen Ganglienzellen, in Folge der Konzentration, ihre physiologische Aufgabe an die stärksten und größten Zellen abgaben, die in Folge dessen sich stark vergrößern mussten. Diese Auffassung gigantischer Nerven-elemente vertrat ich schon vor fünf Jahren bei Besprechung des Centralnervensystems der Würmer<sup>1</sup>. Für die Ganglienzellen der Oberhöirner und der weißen Substanz habe ich dem von anderen Fischen Mitgetheilten nichts beizufügen.

Für die weiße Substanz ist bereits mitgetheilt, dass in Folge der tiefen Lage des Centralkanals und der geringen Breite des Rückenmarkes auch die graue Substanz sich mehr nach der Höhe des Rückenmarkes entfaltet, was zur Folge hat, dass der Raum für die Ventralstränge im Verhältniss zum hypocentrischen Rückenmarke etwa um ein Drittel eingeschränkt wird. Darum muss auch die Zahl der Längsfasern abnehmen. Die Möglichkeit, dass Letzteres ohne Störung erfolgen kann, kann nur der Umstand bieten, dass bloß die Wurzelfasern der unteren Spinalnerven derselben Seite an Zahl einbüßen, während verbindende Bahnen unbehelligt bleiben. Da wir nun aber wissen, dass die Lateralstränge einen guten Theil der ventralen Wurzelfasern liefern (s. Figg. 2, 9, 13), so dürfen wir auch annehmen, dass die in den Ventralsträngen fehlenden Fasern durch jene substituiert werden.

Die accessorische oder MAUTNER'sche Kommissur ist überall in dem Rückenmark der Cyprinoiden sehr gut entwickelt und scharf begrenzt (Fig. 8). Die Lateralstränge (*ls*, *ls'*) zeigen die bereits bei *Anguilla* und noch mehr bei *Salmo* angedeutete Differenzirung in zwei Abschnitte noch deutlicher. Der untere Abschnitt (*II*) führt beinahe ausschließlich feine markhaltige Fasern, der obere (*I*) fast nur grobe Fasern mit Markhülle. Marklose Längsfasern kommen im ganzen Lateralstrange in sehr geringer Zahl vor.

Eine besondere Differenzirung weisen die Dorsalstränge auf, denn sie zerfallen in je drei gut unterscheidbare, theilweise über einander

<sup>1</sup> B. HALLER, Beiträge zur Kenntniss der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. VIII. 1889. pag. 223 (pag. 49 d. Separatabdr.).



lagernde Bündel. Zu unterst findet sich ein Bündel (Fig. 8 *a*, Textfigur 5 *a*) von beinahe ausschließlich gröberen und feineren marklosen Längsfasern. Es ist besonders dieses Bündel, welches sich so kontinuierlich in die graue Substanz der Oberhörner fortsetzt, dass die Begrenzung zwischen den beiden erst bei stärkerer Vergrößerung deutlicher wahrnehmbar wird (Fig. 8). Das mittlere, etwas mächtigere Bündel (Fig. 8 *b*) liegt schon zum Theil dorsal (Textfigur 5 *b*). Es unterscheidet sich vom unteren Bündel durch zahlreiche, markhaltige, feine und durch feinere marklose Fasern. Zu innerst jederseits vom Septum superius liegt das innere Bündel (Textfigur 5 *c*) der Dorsalstränge. Es ist das schwächste unter den dreien und führt bloß feinste marklose Längsfasern. Es giebt die meisten Fasern in die oberen Spinalwurzeln ab (Fig. 8 *dn*), deshalb möchte ich es als Wurzelbündel bezeichnen.

Somit ist auch in den Dorsalsträngen der Cyprinoiden anderen Knochenfischen gegenüber eine höhere Differenzirung aufgetreten, aber einstweilen liegt noch kein Grund vor, diese mit Längsbahnen zum Gehirne in Beziehung zu bringen, da, wie ich beobachtete, alle diese Differenzirungen im Dorsalstrange vor dem verlängerten Marke enden, d. h. der ganze dorsale Strang erscheint gerade so, wie auch an sonstigen Stellen bei vielen anderen Knochenfischen, ziemlich einheitlich und wird gleichmäßig von vielen marklosen und wenigen markhaltigen Längsfasern zusammengesetzt (Textfigur 4).

Ein anderes epicentrisches Rückenmark, nämlich jenes von *Perca*, bietet keinen so extremen Fall wie das Rückenmark der Cyprinoiden, und auch die großen histologischen Differenzirungen fehlen ihm. Anfangs ist das Rückenmark, wie bei allen Knochenfischen, etwas hoch und dabei mehr abgerundet. Es wird aber in seinem mittleren Theil etwas abgeplattet, und zwar viel mehr als bei den Cyprinoiden, so dass die Querachse länger als die Höhenachse (Fig. 12) ist. Somit erinnert das Rückenmark von *Perca* sehr an die hypocentrischen Formen.

Die graue Substanz hat eine eigenartige Gestalt angenommen. Das Zwischenstück zwischen den Ober- und Unterhörnern ist sehr schmal und hoch. Die breiten Oberhörner (*hh*, *hh'*) lagern überall eng dem Septum superius an, doch reichen sie nicht ganz bis zur dorsalen Oberfläche. Jene schmale Stelle zwischen Oberhörnern und Gliahülle wird durch weiße Substanz eingenommen. Die Unterhörner (*vh*) sind sehr breit und hoch, doch ist jenes Stück, das sie mit dem centralen Theil der grauen Substanz verbindet, recht schmal.

Obgleich die Unterhörner vielfach von markhaltigen Längsbündeln durchsetzt sind, zeigen sie z. B. den Unterhörnern der Bachforelle gegenüber (Fig. 9 *vh*) ein kompaktes Aussehen. Die Ganglienzellen der Unterhörner gruppieren sich wie bei *Salmo* oder *Esox*, so dass der obere laterale Abschnitt gewöhnlich zellenlos bleibt. Bezüglich der Größe der Ganglienzellen herrscht dasselbe Gesetz als bei *Esox* und *Salmo*, und in dieser Beziehung schließt sich das Rückenmark von *Perca* auch mehr an die Verhältnisse jener Fische an. Bezüglich der Ganglienzellen der Oberhörner und der weißen Substanz habe ich dem bisher Mitgetheilten nichts Neues anzufügen.

Schon im ersten Kapitel dieser Arbeit berichtete ich über die sonderbare Anordnung größerer Neurogliazellen in der grauen Substanz des Barsches. Dieselben sind im obersten Ende der Oberhörner dichtgestellt und ziehen von hier aus in Form eines langen Streifens (*i*) durch die Mitte der Oberhörner und an dem Rande des Zwischenstückes bis zu dem Centralkanal hinunter. Dieser ist überall eng, und wird erst im Ende des Rückenmarkes etwas weiter. Er liegt etwas unterhalb der Mitte der Höhenachse des Rückenmarkes. Auf diese Weise wird der Platz für die Ventralstränge etwas eingeengt, aber nicht so bedeutend wie bei den Cyprinoiden. Die accessorische oder MAUTHNER'sche Kommissur (*c*) ist gut begrenzt.

Die weiße Substanz bietet die Lateralstränge (*ls*, *ls'*) gerade so einheitlich wie bei *Esox*; sie werden von ziemlich gleichweiten, schmalen, markhaltigen Längsfasern gebildet, denen nur wenig marklose Längsfasern eingestreut sind. Im oberen Theil sind keine breiten markhaltigen Längsfasern zu beobachten. Auch die Dorsalstränge (*ds*, *ds'*) sind durchaus einheitlich wie bei *Esox* und *Anguilla* und zum Theil auch bei *Salmo*, und werden von zahlreichen marklosen, feinen Längsfasern, denen markhaltige Längsfasern beigemischt sind, zusammengesetzt.

Die Vergleichung der verschiedenen Rückenmarke der Knochenfische mit einander lässt uns die Thatsache nicht entgehen, dass die stärkere Entwicklung eines Theiles der grauen Substanz eine entsprechende Verminderung des anderen Theiles derselben bedingt, was hauptsächlich im Verhalten des Zwischenstückes und der Unterhörner sich ausprägt.

### Der Bau des Rückenmarkes.

Nachdem schon ein Theil des feinen Rückenmarksbaues im ersten Kapitel erledigt wurde, erübrigt noch das Verhalten der Ganglienzellfortsätze zu den Wurzeln der Spinalnerven und zu den Längsbahnen zu besprechen. Zuvor sei jedoch das über den Ursprung des Spinalnerven der Vertebraten überhaupt Bekannte mitgetheilt.

Für die vorderen Wurzeln wird von den neueren Autoren angenommen, dass dieselben von Achsencylinderfortsätzen verschiedenster Ganglienzellen der Vorderhörner gebildet werden, aber bloß von Achsencylinderfortsätzen von Ganglienzellen derselben Seite, nie aber solche der anderen Seite, die etwa durch die vordere Kommissur hingelangen würden, hierzu beitragen. Die vordere Kommissur soll vielmehr bloß von sogenannten Protoplasmafortsätzen und nach VAN GEHUCHTEN<sup>1</sup> durch Collateraläste von Längsfasern der Ventralstränge gebildet werden. Dieser Meinung schließen sich GOLGI, S. RAMÓN Y CAJAL, KÖLLIKER, v. LENHOSSÉK und n. A. an. Selbstverständlich wird auch angenommen, dass auch Längsfasern derselben Seite in die Wurzeln einbiegen. Auch neuere Untersuchungen RETZIUS'<sup>2</sup> an Knochenfisch- und Vogelembryonen führten zu demselben Resultate. Nach meinen eigenen Untersuchungen, die ich am Rückenmarke des Orthogoriscus mit der Karminmethode anstellte und gleichzeitig mit RAMÓN Y CAJAL's und VAN GEHUCHTEN's bezüglichen Arbeiten veröffentlichte<sup>3</sup>, gelangen Achsencylinder nur aus Ganglienzellen derselben Seite in die betreffende ventrale Wurzel, während die untere (vordere) Kommissur (eine accessorische Kommissur kommt bei den Plectognathen nicht vor) von solchen Ganglienzellfortsätzen gebildet wird, die, auf der anderen Seite angelangt, dort in das centrale Nervennetz sich auflösen. Unter den älteren Autoren, von denen ich bloß REISSNER<sup>4</sup> und STIEDA<sup>5</sup> anführen will, nahmen Viele mit größerer oder geringerer Bestimmtheit an, dass auch Ganglienzell-

<sup>1</sup> A. VAN GEHUCHTEN, La structure des Centres nerveux. La Cellule. Vol. VII. 1891. pag. 95.

<sup>2</sup> G. RETZIUS, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. V. 1893.

<sup>3</sup> l. c.

<sup>4</sup> E. REISSNER, Der Bau des centralen Nervensystems der ungeschwänzten Batrachier. Dorpat 1864.

<sup>5</sup> L. STIEDA, Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XVIII. 1868.



fortsätze aus der anderen Rückenmarkshälfte durch die untere (vordere), oder bei den Knochenfischen durch die accessorische Kommissur hindurch in die Wurzel der motorischen Nerven gelangen. Diese Beobachtung konnte v. LENHOSSÉK, ein entschiedener Gegner letzter Auffassung, weder vor zwei Jahren noch jetzt bestätigen<sup>1</sup>.

Nach den bisherigen Beobachtungen würden sich die Fortsätze der Ganglienzellen der Vorderhörner wie folgt verhalten. Entweder treten sie als direkte Achsencylinder in eine ventrale Wurzel oder in die Ventral- und Seitenstränge als Längsfasern ein, oder aber sie lösen sich in dem centralen Nervennetz derselben oder der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte auf. Ein Theil dieser letzten Fortsätze würde aber in die weiße Substanz derselben, theilweise auch der anderen Rückenmarkshälfte, eindringen und sich dort verästeln — eine Beobachtung, die zuerst für dieselbe Rückenmarksseite durch BOLL<sup>2</sup> gemacht wurde und in der neuesten Zeit mittels der GOLGI'schen Methode durch zahlreiche Beobachter, wie durch S. RAMÓN Y CAJAL, GOLGI, KÖLLIKER, v. LENHOSSÉK u. A. Bestätigung fand, wobei aber BOLL's nie gedacht wurde. — Die Verästelung kann so weit gehen, dass, wie bei Reptilien RAMÓN Y CAJAL<sup>3</sup> entdeckte, die Fortsätze bis zur äußersten Peripherie des Rückenmarkes gelangen und sich dort, vielfach verästelnd, CAJAL's perimedullären Dendritenplexus bilden. Bei den anuren Batrachiern hat dieses CL. SALA<sup>4</sup> ausführlich beschrieben, und für die Selachier theilt v. LENHOSSÉK<sup>5</sup> Ähnliches mit; bei Cyclostomen hat es NANSEN<sup>6</sup> beobachtet.

Um den heutigen Stand des Ursprunges der hinteren spinalen Nervenwurzeln hier zusammenfassend mitzutheilen, möge daran erinnert werden, dass GERLACH<sup>7</sup> zuerst den Satz aussprach, nach welchem die vorderen Spinalnerven aus Ganglienzellen des Rücken-

<sup>1</sup> M. v. LENHOSSÉK, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von *Pristiurus*embryonen. *Anatom. Anzeiger*. Bd. VII. 1892. pag. 519 und: *Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane*. Wiesbaden 1894.

<sup>2</sup> l. c.

<sup>3</sup> S. RAMÓN Y CAJAL, *Pequeñas contribuciones al conocimiento de sistema nerviosa*. Barcelona 1891 (citirt nach LENHOSSÉK).

<sup>4</sup> CL. SALA, *Estructura de la médula espinal de los batratos*. Barcelona 1892.

<sup>5</sup> ll. cc.

<sup>6</sup> FRIDJOF NANSEN, *The Structure and Combination of the histological Elements of the Central Nervous System*. Bergen 1886.

<sup>7</sup> J. GERLACH, *Vom Rückenmark*. In STRICKER's *Handbuch der Lehre von den Geweben*. Leipzig 1871. pag. 665.

markes, die hinteren jedoch ausschließlich aus dem centralen Nervennetz ihren Ursprung nehmen. Wenn dieser Satz bezüglich des größten Theiles der Hinterwurzelfasern sich trotz untergeordneter Modifikation, die derselbe durch S. RAMÓN Y CAJAL'S Entdeckung (Bifurkation, Collateraläste) erfahren hat, auch zur Zeit sich noch bewährt, so hat er doch keine volle Geltung mehr. Es hat sich nämlich gezeigt, dass auch Nervenfasern, direkt aus Ganglienzellen entspringend, in die Wurzeln der hinteren (oberen) Spinalnerven gelangen. Zuerst hat FREUD<sup>1</sup> den Nachweis geführt, dass gewisse Fasern der hinteren (oberen) Wurzeln bei *Petromyzon* direkt aus Ganglienzellen entspringen. Es leidet wohl keinen Zweifel, dass derjenige Abschnitt des Rückenmarkes, in welchem diese Ganglienzellen liegen, homodynam mit einem Theil der Vorderhörner der Gnathostomen ist; desshalb sind auch gewisse neue Entdeckungen bei den Vögeln mit diesem Verhalten der Cyclostomen gleichzustellen. Ich meine den durch LENHOSSÉK<sup>2</sup> und S. RAMÓN Y CAJAL<sup>3</sup> gemachten Befund, der letzthin auch durch RETZIUS<sup>4</sup> Bestätigung fand und nach welchem aus Ganglienzellen der Unterhörner bei Vogelembryonen direkt Nervenfasern entspringen, die sich in die hinteren spinalen Nervenwurzeln derselben Seite fortsetzen. Diese Nervenfasern, die dicker als jene der übrigen Wurzel sind, sollen im Gegensatz zu den letzteren sich in den Spinalganglien mit keiner Ganglienzelle verbinden. Mit diesem Ursprung von Hinterwurzelfasern aus Ganglienzellen darf aber ein ähnlicher Ursprung von hinteren Fasern aus Ganglienzellen bei *Amphioxus*, der von RETZIUS<sup>5</sup> beschrieben wurde, nicht gleichgestellt werden. Es handelt sich in diesem Falle vielmehr um Ganglienzellen, die im oberen Abschnitte des Rückenmarkes an einer Stelle liegen, welche mit den unteren Hörnern der gnathostomen Fische eben so wenig als mit dem der übrigen Vertebraten für homodynam erklärt werden darf. Es sind das reihenweise in beiden Rückenmarkshälften angeordnete kleinere Ganglienzellen,

<sup>1</sup> S. FREUD, Über den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark von *Ammocoetes* (*Petromyzon Planeri*). Sitzungsberichte der Wiener Akademie. III. Abth. Bd. LXXV. 1877.

<sup>2</sup> M. v. LENHOSSÉK, Über Nervenfasern in den hinteren Wurzeln, welche aus dem Vorderhorn entspringen. *Anatom. Anzeiger*. Jahrg. V. 1890. pag. 360.

<sup>3</sup> S. RAMÓN Y CAJAL, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? *Ebenda*. pag. 613.

<sup>4</sup> G. RETZIUS, *Biologische Studien*. Neue Folge. Jahrg. V. 1893, pag. 48.

<sup>5</sup> Dasselbe. Neue Folge. Jahrg. II. 1892. pag. 29.

unter deren Fortsätzen einer entweder direkt sich in die hintere Wurzel derselben Seite fortsetzt oder einen Ast in dieselbe entsendet.

Mit welchen Ganglienzellen des Rückenmarkes der gnathostomen Fische diese Zellen zu homologisiren sind, bleibt einstweilen unentschieden. Jedenfalls sind aber ihre Homologa bei den niederen Gnathostomen in den Oberhörnern oder möglicherweise an deren Basis zu suchen, und es ist die Annahme v. LENHOSSÉK's<sup>1</sup>, es handle sich in diesen Zellen des Amphioxus um noch nicht losgetrennte Elemente, für die bei jüngeren Formen auftretenden Spinalganglien, keineswegs zulässig, denn es sind weder in der phylogenetischen Entwicklung noch in der Ontogenese dafür Anhaltspunkte vorhanden, dass die Spinalganglien sich von dem Rückenmarke als ein Theil seiner grauen Substanz abgelöst hätten. Es zwingt uns vielmehr in der aufsteigenden Reihe im Thierreiche der Vorgang der Konzentrationerscheinungen des Nervensystems nicht zur Annahme einer Abtrennung peripherer Theile, sondern zu einer Annäherung solcher an das konzentrirte centrale Stück. Von diesem Standpunkte sind denn auch die Spinalganglien zu beurtheilen.

Es ist nicht bekannt geworden, in welcher Zahl jene Fasern direkten Ursprunges aus Ganglienzellen der Vorderhörner in die hinteren Wurzeln gelangen. Durch die GOLGI'sche Methode lässt es sich aus nahe liegenden Gründen auch nicht feststellen; da diese Fasern jedoch viel dicker sind als die übrigen in den hinteren Wurzeln, so ließe sich auf Querschnitten der extramedullären Wurzel an Karmin- oder anderen Tinktionspräparaten durch Zählung die Zahl jener Fasern eruiren.

Hier möchte ich noch daran erinnern, dass möglicherweise auch aus den CLARKE'schen Säulen, wo diese vorkommen, Fasern direkten Ursprunges aufzufinden sein werden. Es scheint mir nämlich, dass diese Zellsäulen auf dieses Verhalten hin noch nicht eingehend genug untersucht worden sind. Die wenigen Angaben berichten über ein »korbförmiges« Umsponnensein dieser Ganglienzellen durch die »Enden« der Collateraläste der Hinterwurzelfasern.

Die Entdeckung GERLACH's, nach welcher die große Mehrzahl der Hinterwurzelfasern indirekten Ursprunges ist, d. h. aus dem Ner-

<sup>1</sup> M. v. LENHOSSÉK, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschung. Berlin 1893. pag. 78, Anm. 84 und 93.



vennetze entsteht, wurde zwar durch wichtige Entdeckungen S. RAMÓN Y CAJAL'S<sup>1</sup> modificirt, blieb aber im Principe unverändert<sup>2</sup>.

Nachdem bereits NANSEN bei den Cyclostomen<sup>3</sup> eine dichotomische T- oder Y-förmige Theilung der hinteren Wurzelfasern innerhalb des Rückenmarkes beobachtet hatte, erkannte S. RAMÓN Y CAJAL, dass diese beiden Äste der einheitlichen Faser zu nach oben beziehungsweise nach unten zustrebenden Längsfasern der weißen Substanz des Rückenmarkes werden; es sind das die auf- und absteigenden Stammfasern. Diese Entdeckung wurde dann von VAN GEHUCHTEN, KÖLLIKER und v. LENHOSSÉK bestätigt. Diesen Autoren gegenüber meint aber GOLGI, dass solche Theilungen der hinteren Wurzelfasern nur ausnahmsweise vorkämen, während sie für gewöhnlich ungetheilt bis in die graue Substanz gelangen oder zu Längsfasern werden. Von diesen Stammfasern hat v. LENHOSSÉK gefunden, dass die absteigenden stets schwächer als die aufsteigenden seien, von welchen KÖLLIKER annimmt, dass sie bis zum Gehirne hinaufsteigen. SINGER und MÜNZER<sup>4</sup> unterscheiden auf Grund pathologischer Erfahrungen unter den aufsteigenden Stammfasern je nach ihrer Länge dreierlei Arten, nämlich kurze, mittlere und lange, unter denen die beiden ersteren in verschiedener Höhe des Rückenmarkes enden, die letzteren aber bis zu dem Gehirne gelangen.

Diese beiden Stammfasern geben zumeist rechtwinklig Fasern ab, die sogenannten Collateralen, die innerhalb der grauen Substanz sich verästeln und nach der Ansicht der Kontakttheoretiker dort in Endbäumchen endigen, nach unserer Auffassung aber aus dem Nervenetz entspringen. So sollen auch die beiden Enden der Stammfasern sich verhalten.

Der Ursprungsort der Collateralen, um dessen Erforschung hauptsächlich VAN GEHUCHTEN<sup>5</sup> sich verdient gemacht hat, findet nicht nur in dem ganzen Hinterhorn, sondern wenigstens zu einem Theil auch an dem Nervenetze der grauen Substanz der Vorderhörner statt. Solche Collateralen, die bis in die Vorderhörner derselben

<sup>1</sup> S. RAMÓN Y CAJAL, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. *Anatom. Anzeiger*. Jahrg. V. 1890.

<sup>2</sup> Es ist mir unbegreiflich, wie v. LENHOSSÉK diese Entdeckung GOLGI zuschreiben kann (siehe l. c. pag. 76).

<sup>3</sup> l. c.

<sup>4</sup> Citirt nach v. LENHOSSÉK.

<sup>5</sup> A. VAN GEHUCHTEN, La structure des centres nerveux: la moëlle epinière et le cervelet. *La Cellule*. Tom. VII. 1891.

Seite hineinreichen, nennt KÖLLIKER Reflex-Collateralen; sie sollen hauptsächlich den »Kontakt« mit den motorischen Zellen vermitteln. Die ROLANDO'sche Substanz der Hinterhörner und die sie nach hinten begrenzende LISSAUER'sche Randzone, diese neurogliareichen und nervenarmen Stellen, dienen nur wenigen Collateralen zum Ursprunge. Wie aus der Untersuchung VAN GEHUCHTEN's hervorgeht, betheiligt sich auch das Nervennetz jeder Rückenmarkshälfte recht intensiv an dem Ursprung des Nerven der entgegengesetzten Seite. Solche Fasern gelangen durch die hintere (weiße) Kommissur auf die entgegengesetzte Seite des Rückenmarkes. Dass diese Betheiligung eine sehr intensive sein muss, geht schon aus der Mächtigkeit der oberen (hinteren) Kommissur der Fische, besonders der Plectognathen und auch der Amphibien, hervor. Bei den Plectognathen habe ich nicht nur bewiesen, dass durch die obere Kommissur ein intensiver Austausch von Wurzelfasern zwischen den beiden Rückenmarkshälften stattfindet, sondern auch gezeigt, dass ein solcher, ähnlich wie es bei Trigla und dem Frosche schon vor mir EDINGER beschrieben hatte, auch durch eine Kreuzung oberhalb der unteren Kommissur erfolgt<sup>1</sup>. Letzteres Verhalten wurde später bei den Schlangen auch von SCHAEFFER<sup>2</sup> aufgefunden. Um so auffallender muss es dann erscheinen, dass v. LENHOSSÉK<sup>3</sup> entgegen aller bekannten Thatsachen bei Wirbelthieren und wirbellosen Thieren und entgegen der allbekanntesten physiologischen Thatsachen fort behauptet, die Endigung der Collateralen vertheile »sich fast über alle Punkte der grauen Substanz nur derselben Markhälfte, und nur ein verschwindend geringer Theil gehe auf dem Wege der hinteren Kommissur auf die andere Seite hinüber«.

Wie wir schon weiter oben gesehen haben, werden durch GOLGI die Ganglienzellen in zwei Gruppen eingetheilt. Die einen dieser Zellen besitzen sogenannte Nervenfortsätze, die als direkte Achsencylinder in periphere Bahnen gelangen. Nach S. RAMÓN Y CAJAL's<sup>4</sup> Entdeckung können solche Fortsätze in zwei und mehr Äste zerfallen, so, dass die Ganglienzelle mehreren Achsencylindern zum

<sup>1</sup> B. HALLER, Über das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von *Orthogoriscus mola*. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.

<sup>2</sup> K. SCHAEFFER, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über Rückenmarksfaserung. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXVIII. 1891.

<sup>3</sup> l. c. pag. 86.

<sup>4</sup> S. RAMÓN Y CAJAL, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? Anatomischer Anzeiger. Jahrg. V. 1890.

Ursprung dient. Aber auch ohne Zerfall einer Faser kann eine Zelle mehrere Achsencylinderfortsätze (in der ROLANDO'schen Substanz) abgeben. Eine zweite Kategorie bilden solche Ganglienzellen, deren sogenannter Nervenfortsatz nach kürzerem oder längerem Verlaufe in Endäste zerfällt und somit im Rückenmarke endigt. Unter den Zellen der ersten Gruppe werden mehrere Zellarten unterschieden. Als motorische Zellen werden solche bezeichnet, deren sogenannter Nervenfortsatz als Achsencylinder direkt in die Wurzel der vorderen Spinalnerven einbiegt. Strangzellen nennt man solche des ersten Typus, die ihren Fortsatz zu einer Längsfaser der weißen Substanz derselben oder der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte werden lassen. In einem anderen Falle theilt sich der sogenannte Nervenfortsatz in zwei Achsencylinder, von denen der eine in die weiße Substanz derselben Seite, der andere durch die vordere Kommissur in die weiße Substanz der anderen Seite gelangt, um dort als Längsfaser sich fortzusetzen. Im Gegensatz zu den Strangzellen (!) werden solche Zellen, die ihren Fortsatz durch die Kommissur auf die andere Seite senden, als »Kommissuralzellen« bezeichnet.

Es muss auffallen, dass, während die Forscher vor der Einführung der GOLGI'schen Methode sowohl bei Evertebraten als auch bei Vertebraten vielfach Anastomosen zwischen benachbarten Ganglienzellen nachgewiesen haben, solche in letzter Zeit geleugnet werden. WALDEYER bemerkt ganz richtig nach Besprechung meiner Resultate: »Von diesen letzteren (nämlich den Anastomosen) ist seltsamer Weise in allen übrigen Arbeiten kaum mehr die Rede, obgleich sie auch bei höheren Wirbelthieren sicher festgestellt sind<sup>1</sup>.« Bei vielen Evertebraten sind diese Anastomosen u. A. besonders durch BUCHHOLZ und in letzter Zeit durch meine Arbeiten genügend nachgewiesen worden. Bei den Plectognathen habe ich<sup>2</sup> diesen Nachweis, bei höheren Vertebraten aber hat ihn CARRIÈRE schon vor 17 Jahren erbracht<sup>3</sup>. Unter denjenigen Forschern der neueren Zeit, welche bei der GOLGI'schen Methode oder bei Methylenblaufärbung untersuchten, ist es, so viel ich weiß, GOLGI allein, der, wie schon erwähnt, solche Anastomosen in allerdings sehr geringer Zahl zugiebt. Hätten diese

<sup>1</sup> W. WALDEYER, Über einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. Deutsche medicinische Wochenschrift von GUTTMANN. 1891. pag. 37 d. Separatabdr.

<sup>2</sup> l. c.

<sup>3</sup> J. CARRIÈRE, Über Anastomosen der Ganglienzellen in den Vorderhörnern des Rückenmarkes. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIV. 1877.



Forscher auch mit anderen technischen Methoden intensiver gearbeitet und auch solche wirbellose Thiere untersucht, bei denen diese Anastomosen sehr häufige Erscheinungen bilden, wie u. A. bei den rhipidoglossen Schnecken, so hätten sie sich wohl gehütet, sich in so kategorischer Weise gegen direkte Anastomosen zu äußern. Thatsächlich kommen solche Anastomosen an GOLGI'schen Präparaten nur selten zur Beobachtung, was wohl wie vieles Andere, mit dieser Methode schwer Darstellbare (wie z. B. die Ganglienzellen bei alten Exemplaren der meisten Knochenfische etc.), einen uns zur Zeit unbekannten Grund hat.

Nach meinen eigenen Untersuchungen sind direkte Verbindungen oder Anastomosen zwischen Ganglienzellen bei den untersuchten Knochenfischen an Karminpräparaten mehrere Male vorgekommen und wurden demonstriert. Diese Anastomosen sind nie so lang wie jene der Plectognathen; sie finden sich eben so zwischen kleinen (Fig. 6) als zwischen großen Ganglienzellen (Fig. 16), jedoch nirgends häufig vor. Sie sind immer viel feiner granulirt als die Zellkörper, wodurch sie ein ganz blasses Aussehen besitzen. An GOLGI'schen Präparaten habe ich solche Anastomosen verhältnismäßig recht selten und dann nur unter den kleineren Ganglienzellen aufgefunden (Figg. 30, 18; 32, 9). Auf solchen Präparaten stellen sie sich etwas anders dar, als an Karminpräparaten. Sie bilden nicht glatte Brücken zwischen zwei Ganglienzellen, sondern lassen Äste abtreten, die sich offenbar im Nervenetz auflösen (Fig. 19). Auch weiter aus einander liegende Ganglienzellen können mit einander verbunden sein (Fig. 20). Obgleich auch diese Verbindungen im Principe mit den ersten gleichbedeutend sind, möchte ich sie aus später ersichtlichen Gründen nicht ohne Weiteres jenen anderen gleich stellen.

Diese kurze Beschreibung mit den beigegebenen Abbildungen genügt, um jeden nicht voreingenommenen Zweifler über das Vorhandensein solcher Verbindungen zu überzeugen.

Bei der Beschreibung des Rückenmarksbaues beginne ich mit dem Ursprung der Spinalnerven. Zur Beurtheilung der Zahl der sich in die Wurzel des motorischen Spinalnerven begebenden Achseneylinder ist der einzige richtige Weg der Untersuchung, gut tingirte Querschnittserien. Man wird dann finden, dass die Wurzel Fasern erhält: erstens aus dem Unterhorn derselben Seite, die entweder direkt aus den Unterhörnern (Figg. 1, 9 und 13 a) oder in Form eines dünnen, jedoch kompakten Stranges aus der Gegend der

subcentralen unteren Kommissur (*n*) kommen. Dieser letzte Strang (Fig. 1 rechts, Fig. 2 links) zieht, innen von der MAUTHNER'schen Faser gelegen, nach unten, durchsetzt lateral die accessorische Kommissur (*c*) und gelangt unterhalb derselben in die Wurzel derselben Seitenhälfte. Dieses Bündel führt jedoch nicht ausschließlich solche Achsencylinder, die direkt aus Ganglienzellen der grauen Substanz entspringen (Fig. 2 links), sondern auch viele solche, die sich als Längsfasern aus der oberen (Fig. 27, 21) sowie der unteren Hälfte der Lateralstränge derselben Seite sich ihnen beigesellen (Fig. 2 rechts, Fig. 26, 20). Dann gelangen noch Wurzelfasern in den motorischen Spinalnerven aus der unteren ventralen Hälfte der Ventralstränge (Figg. 1, 9, 13, 27, 18) und aus der unteren Hälfte der Lateralstränge (Figg. 2, 9 und 13 b).

Auch aus der anderen Seitenhälfte erhält die motorische Wurzel zahlreiche Achsencylinder. Stellenweise sieht man deutlich genug die ganze Kommissur in die Wurzel sich fortsetzen (Fig. 2 rechts). Auch das ist manchmal ganz deutlich zu beobachten, dass dicke markhaltige Achsencylinder durch die accessorische Kommissur aus der einen Seitenhälfte in die anderseitige motorische Wurzel gelangen (Fig. 9).

Über das weitere Detail geben GOLGI'sche Präparate Aufschluss. Wie genügend bekannt, können in jeder Höhenlage des Unterhornes sich findende Ganglienzellen Achsencylinder in die motorische Wurzel derselben Seite aus sich abtreten lassen. So verhält es sich auch bei den Knochentischen. Man findet Ganglienzellen von der verschiedensten Größe — nur die allerkleinsten Ganglienzellen dürften keine Achsencylinder abgeben — sowohl in der Höhe des Centralkanals (Fig. 26, 20), als auch in der Höhe der MAUTHNER'schen Fasern (2, 3 Fig. 30, 19, in der Höhe der accessorischen Kommissur (13 Fig. 27, 1) und unterhalb derselben (Fig. 27, 2, 11), bis weit peripherwärts, und sogar schon außerhalb des Rückenmarkes liegend (Fig. 13), die durch einen ihrer Fortsätze das Wurzelbündel des motorischen Nerven vermehren. Auch der Fall kommt vor, dass eine Ganglienzelle einen Achsencylinder abgibt, der nicht direkt, sondern auf Umwegen in die Wurzel des unteren Spinalnerven derselben Seite gelangt. So sah ich öfter, dass der Fortsatz einer Ganglienzelle (Fig. 27, 4) quer über das Vorderhorn und oberhalb der ventralen Stränge bis zum Septum inferius gelangte, mit diesem sich in senkrechtem Verlaufe bis zur accessorischen Kommissur begab und mit letzterer, sich nach außen wendend, als Achsencylinder in

die Nervenwurzel gelangte. Auch habe ich beobachtet, dass ein Achsencylinderfortsatz einer großen Ganglienzelle (Fig. 26, 2) sich bis zu seinem Austritt aus dem Rückenmark zweimal gabelte, so dass eine und dieselbe Zelle drei Achsencylinder in den motorischen Spinalnerven derselben Seite entsendete. Die meisten Zellen gaben nur einen Achsencylinder in die Wurzel ab. Bei jener Gabelung des Hauptfortsatzes mag es sich treffen, dass nur ein Nebenfortsatz desselben sich als Achsencylinder in die Wurzel begiebt, während der Hauptfortsatz sich dem ventralen Bündel derselben Seite als Längsfaser beimischt, wie dieses wohl die Zelle 4 auf Fig. 30 vorstellt. Es kommt aber auch vor, dass eine Ganglienzelle einen Achsencylinderfortsatz in die Nervenwurzel derselben Seite und den anderen, durch die accessorische Kommissur hinüber, in die Wurzel des anderseitigen Nerven als Achsencylinder entsendet (Fig. 30, 17). In manchen Fällen kann man freilich wegen der Unterbrechung dieser Kommissuralfaser (Fig. 27, 11) nicht entscheiden, ob sie wirklich als Achsencylinder in die anderseitige Wurzel gelangt. Mit diesem letzten Falle wären wir zu jenen Achsencylinderfortsätzen von Ganglienzellen der einen Rückenmarkshälfte gelangt, welche durch die accessorische Kommissur hindurch in die Wurzel der anderen Rückenmarkshälfte gelangen. Solches Verhalten habe ich oft genug beobachtet (Fig. 30, 5, ferner die Faser oberhalb von 20 und vielleicht auch 20, dann Fig. 27, 9). In der subcentralen Kommissur (*n* der Figg.) habe ich solche Achsencylinder nicht gesehen. Auch das habe ich beobachtet, dass eine Faser durch die accessorische Kommissur in den anderseitigen Ventralstrang gelangte (Fig. 31, 6) und sich dort in zwei nach vorn und hinten verlaufende Längsfasern theilte, von denen eine einen Ast als direkten Achsencylinder in die ventrale Nervenwurzel entsandte. Es wäre somit der direkte Nachweis erbracht, dass Achsencylinderfortsätze von Ganglienzellen aus der einen Rückenmarkshälfte auch in den Spinalnerven der anderseitigen Hälfte gelangen. Dies wäre nach dem von ROLLE<sup>1</sup> und mir<sup>2</sup> beobachteten Verhalten des Hauptfortsatzes der großen lateralen Ganglienzelle bei chätopoden Anneliden nichts Überraschendes.

Die übrigen Fortsätze jener Ganglienzellen, welche einen Achsen-

<sup>1</sup> E. ROLLE, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chätopoden. A. SCHNEIDER's Zoologische Beiträge. Bd. II. 1887.

<sup>2</sup> B. HALLER, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. VIII. 1889.



cylinder in den gleichseitigen motorischen Nerven oder in den anderseitigen, oder aber in beide zugleich abgeben, verhalten sich folgendermaßen: Die feinsten und kürzesten verästeln sich bald nach ihrem Abgange von der Ganglienzelle in das centrale Nervenetz der grauen Substanz. Solche Netzfortsätze hat jede beliebige Ganglienzelle der grauen Substanz in großer Zahl (Fig. 31, 2). Andere oft sehr dicke Fortsätze schickt die Ganglienzelle in den Lateralstrang (Fig. 26, 2, 3, 6, 14, 15; Fig. 27, 4, 4', 5, 9, 10, 34, 35). Im Falle die betreffende Ganglienzelle ganz nahe am lateralen Rande der grauen Substanz liegt, sind diese Fortsätze dadurch ausgezeichnet, dass sie bald nach ihrem Abgange von der Zelle sich zumeist dichotomisch in zwei Hauptäste theilen (Fig. 26, 6; Fig. 31, 3, 10, 12; Fig. 31, 7, 9, 10); es können aber diese zwei Äste auch getrennt von einander direkt vom Zellkörper abgehen (Fig. 31, 1, 4; Fig. 26 die Zelle oberhalb 2). Von diesem Verhalten machen einige wenige Ganglienzellen, die in der Höhe der accessorischen Kommissur oder etwas unterhalb derselben liegen (Fig. 27, 1, 2) in so fern eine Ausnahme, als ihr für den Lateralstrang derselben Seite bestimmter Fortsatz äußerst mächtig ist und in den Lateralsträngen ziemlich peripher gelegen, in einem nach innen zu konkaven Bogen bis nahe an die Dorsalstränge hinaufzieht. Während seines Verlaufes giebt dieser Fortsatz fortwährend feinere Äste in den Lateralstrang ab. Oft ist er nicht so mächtig wie in dem abgebildeten Falle. Diese Ganglienzellen gehören entweder den größten oder den mittelgroßen Zellen an. Immer sah ich von ihrem Achsencylinder Fortsätze in die motorische Wurzel derselben Seite abtreten. Diese Zellen ließen sich wegen ihrem oberen Fortsatze am ehesten mit gewissen großen Zellen vergleichen, welche im untersten Abschnitte des Unterhornes vorkommen und bei Selachiern durch v. LENHOSSÉK<sup>1</sup>, bei Dipnoi (Protopterus) von v. KÖLLIKER<sup>2</sup> und bei anuren Batrachiern durch CL. SALA<sup>3</sup> beschrieben wurden. Auch nach SALA geben diese Zellen Achsencylinderfortsätze in die motorische Nervenwurzel derselben Seite ab. Dass auch kommissurale Fortsätze von diesen Zellen der Teleostier abgehen würden, habe ich nicht beobachtet, doch wäre das in Anbetracht der Umstände, dass ja beinahe jede Ganglienzelle im Unterhorn jeden beliebigen Fortsatz abgeben kann und dass nicht alle Fortsätze unbedingt geschwärzt werden müssen, noch kein Grund, solche in Abrede stellen zu wollen. Das Verhalten dieser Fortsätze in den Lateralsträngen bespreche ich

<sup>1</sup> ll. cc.<sup>2</sup> Handbuch der Gewebelehre.<sup>3</sup> l. c.

weiter unten und erörtere hier noch jene Fortsätze, die in die ventralen Stränge beider Seiten und in die graue Substanz oder in die Lateralstränge der anderen Rückenmarkshälfte sich begeben<sup>1</sup>. In der Nähe des Centralkanals befinden sich Ganglienzellen (Fig. 26, 20), die, nach Entsendung eines Achsenzylinderfortsatzes in die Nervenwurzel derselben Seite, einen anderen langen Fortsatz durch die subcentrale Kommissur (*n*) auf die andere Rückenmarkshälfte gelangen lassen. Dieser Fortsatz löst sich entweder in dem Nervenetz der grauen Substanz schon in seine Endäste auf, oder er zieht, wie in dem abgebildeten Falle, zu dem lateralen Strang und verzweigt sich erst dort. Es wären solche Fortsätze also ähnliche Gebilde, wie ich sie bei *Orthogoriscus* auch mit der einfachen Karminmethode in großer Zahl erkennen konnte<sup>2</sup>. Ob sie schon vor ihrer Endverästelung feine Ästchen in das Nervenetz abgeben, konnte ich nicht beobachten. Bekanntlich haben VAN GEHUCHTEN<sup>3</sup> und S. RAMÓN Y CAJAL beim Hühnchen zahlreiche solche Fortsätze gefunden, die, oft nur von einer einzigen Zelle ausgehend, einen großen Theil der vorderen Kommissur ausmachen. Es sind dies ganz ähnliche Netzfortsätze, wie die von mir beschriebenen; in der Form jedoch, wie sie bei dem Hühnchen vorkommen sollen, habe ich sie bei den Knochenfischen nicht gesehen. Sie wurden auch bei anderen Wirbeltieren beschrieben und v. LENHOSSEK, der sie bei Selachiern genau geschildert hat<sup>4</sup>, meint behaupten zu sollen, dass die untere Kom-

<sup>1</sup> G. RETZIUS (Die nervösen Elemente im Rückenmarke der Knochenfische. Biologische Studien. Neue Folge. V. 1893) untersuchte mittels der GOLGI'schen Methode das Rückenmark von Embryonen des *Salmo salar* und fand folgende Ganglienzellarten dort vor: 1) Motorische Zellen oder solche, deren Achsenzylinderfortsatz sich in die Wurzel eines motorischen Nerven derselben Seitenhälfte einsenkt; sie sollen in geringer Zahl (!) vorkommen; 2) Kommissuralzellen, deren Achsenzylinderfortsatz sich durch die accessorische Kommissur hindurch auf die andere Rückenmarkshälfte begiebt, um dort, sei es in den ventralen oder in den lateralen Strängen, zu Längsfasern zu werden; viele unter ihnen sollen unipolar sein (!); 3) Strangzellen. Diese unterscheiden sich einzig dadurch von den Kommissurenzellen, dass sie ihren Achsenzylinderfortsatz zu Längsfasern derselben Rückenmarkshälfte werden lassen. Vielfach hat RETZIUS Ganglienzellfortsätze sich in die Lateralstränge begeben sehen, wo sie sich vielfach verästeln, wobei ihre Äste bis zur äußersten Peripherie reichen, dort jedoch »blind endigen«.

<sup>2</sup> l. c. Fig. 12.

<sup>3</sup> A. VAN GEHUCHTEN, Structure des centres nerveux. La Cellule. Tom. VII. 1891. Taf. I Fig. 2.

<sup>4</sup> Beiträge zur Histologie des Nervensystems und Anatomischer Anzeiger. Bd. VII. 1892.

missur bloß aus solchen Netzfortsätzen, mögen sie direkt von den Zellen abgehen oder als Collateraläste vom Achseneylinder sich abzweigen, besteht. Ich habe solche Fortsätze auch von Ganglienzellen abtreten sehen, die tiefer im Unterhorne lagen (Fig. 27, 38) und keinen Achseneylinder in die Nervenwurzel entsandten. Solche kommissurale Netzfaser gelangen dann, indem sie während ihres ganzen Verlaufes Ästchen in das Nervennetz der Ventralstränge abgaben, durch die accessorische Kommissur auf die anderseitige Rückenmarkshälfte, um sich dann dort entweder, wie in dem abgebildeten Falle, im Nervennetz der grauen Substanz zu verästeln oder in die Lateralstränge zu gelangen. Auch beobachtete ich (Fig. 26, 25), dass ein solcher Zellfortsatz, der zuvor einen, aller Wahrscheinlichkeit nach dünnen Achseneylinderfortsatz abgab, noch in dem obersten Abschnitt der Ventralstränge einen weiteren Ast abgiebt, der dort zu einer Längsfaser wird oder mit einer solchen sich wenigstens verbindet und erst nachher durch die subcentrale Kommissur auf die anderseitige Rückenmarkshälfte gelangt. Sehr oft gelangen aber Kommissuralfasern nur bis zum Septum medium inferius und senken sich dort mit demselben in die Tiefe. Ich habe einen Fall abgebildet (Fig. 26, 10), wo ein Fortsatz einer kleinen Ganglienzelle, die oberhalb der Ventralstränge und unweit des unteren Septums lag, sich ganz so verhielt. Dieser Fortsatz gab mehrere Nebenäste ab, — deren Vorhandensein deutlich zu erkennen war, obgleich sie selbst nicht geschwärzt waren, — gelangte bis unter die accessorische Kommissur, wandte sich dort in die entgegengesetzte Rückenmarkshälfte und wurde zu einer Längsfaser oder verband sich doch mit einer solchen. Ein Fortsatz einer anderen, tiefer im Vorderhorne gelegenen Ganglienzelle (Fig. 26, 14) verhielt sich eben so.

Im unteren Septum ziehen — außer zahlreichen Gefäßen und Ependymfasern, welche als Fortsätze der Zellen des Centralkanals bis zur Neurogliahülle des Rückenmarkes reichen, um sich mit denselben zu verbinden — zahlreiche Nervenfasern feineren Kalibers ventralwärts. Außer den eben beschriebenen Kommissuralfasern sind es jene weiter oben schon besprochenen Achseneylinderfortsätze, welche nicht auf die andere Seite des Rückenmarkes gelangen. Vielfach treten auch feinere Fortsätze größerer Ganglienzellen (Fig. 30, 1, 2) an dieser Stelle in das Septum und lösen sich allmählich in das Nervennetz der Ventralstränge auf (Fig. 27, 20; Fig. 30, 12) oder werden selbst noch an der äußersten Peripherie des Rückenmarkes zu feineren Längsfasern (Fig. 27, 22). Es begeben sich aber auch



solche nahe (Fig. 26, 10) oder auch sehr weit entfernt liegende Ganglienzellen (Fig. 26, 14) in das Septum, die nach kürzerem oder längerem Verlaufe in den anderseitigen Ventralstrang einbiegen und dort zu Längsfasern werden.

Wie schon erwähnt, liegen in der weißen Substanz des Rückenmarkes zahlreiche kleine Ganglienzellen zerstreut, die auch in das Septum (Fig. 26, 16; Fig. 29) gerathen. Alle diese Zellen der weißen Substanz (Fig. 26, 24; Fig. 30, 7, 8, 10, 11, 13, 14) sind zum größten Theil nur mit kurzen Netzfortsätzen versehen, die sich bald nach ihrem Abgange in das Nervenetz der weißen Substanz auflösen, wie weiter oben bereits erwähnt wurde. Manchmal (Fig. 30, 3, 10) kann man auch Verbindungen zwischen diesen Zellen und solchen der grauen Substanz erkennen. Für die Bestandtheile der accessori-schen Kommissur, so weit sie hier noch nicht besprochen wurden, bemerke ich Folgendes. Seit der Entdeckung GOLGI's weiß man, dass die Achsencylinder stets feine Äste abgeben, die sich in der grauen Substanz, zum Theil aber auch in den Längssträngen vielfach verästeln. Ich fand solche Seitenäste vielfach an den Achsencylindern der ventralen Wurzeln (Fig. 26, 1, 26; Fig. 27, 1, 40; Fig. 30, 6 etc.). Man unterscheidet unter ihnen solche, die ganz kurz sind, und in dem Nervenetz der anliegenden grauen Substanz sich auflösen, oder solche, die in das Nervenetz der weißen Substanz, d. h. in die lateralen und ventralen Stränge sich begeben. Eine besondere, nicht unvermittelte Art solcher Fortsätze sind diejenigen, die durch die accessorische Kommissur auf die andere Rückenmarkshälfte gelangen; diese sind vielfach zu beobachten. Gewöhnlich ist der Achsencylinder, mag er aus einer Längsfaser zur vertikalen Wurzelfaser werden oder direkt aus einer Ganglienzelle entstehen, dicker als der von ihm abgehende Ast, doch giebt es auch Fälle, in denen der kommissurale Ast eben so stark ist wie der Achsencylinder selbst (Fig. 28, 2<sup>1</sup>). In den meisten Fällen ist jedoch der kommissurale Fortsatz viel feiner als der Achsencylinder<sup>1</sup>. Öfter sah ich, dass ersterer nach seinem Durchtritt durch die accessorische Kommissur (s. unterhalb und medianwärts vom S. auf Fig. 26<sup>1</sup>) bis in den Lateralstrang gelangte, um sich dann dort zu verästeln. Solcher Fortsätze können, wie ein Längsschnitt zeigt (Fig. 32, 16), oft mehrere hinter einander von einem Achsencylinder abtreten. Auf

<sup>1</sup> Da auch der abtretende Ast zum Achsencylinder werden kann, so ist diese Benennung hier nur aus Opportunitätsgründen verwendet worden.

guten Präparaten kann man beobachten, dass auch diese kommissuralen Äste noch sekundäre Äste abgeben; diese streben (Fig. 28, S) in den meisten Fällen nach unten der Peripherie zu (Fig. 30, 5, 2, 21), um bald, nachdem sie die accessorische Kommissur verlassen haben und in die untere Hälfte der Ventralstränge gelangen, sie sich dort in dem Nervennetz zu verästeln. Alle bisher von der accessorischen Kommissur mitgetheilten Verhältnisse sind auf Fig. 30, welche Abbildung mit Ausnahme dreier Ganglienzellen nach einem einzigen Präparate dargestellt ist, deutlicher zu erkennen, als dass eine weitere Beschreibung nöthig wäre.

Hier möge noch Einiges über kommissurale Fasern mitgetheilt werden, deren Bedeutung aber erst im Laufe der weiteren Beschreibung erkennbar wird. Auf einem Präparate (Fig. 27) war auf der einen Seite ein Stück eines Achseneylinders geschwärzt (*y*), das einen kommissuralen Fortsatz abgab, welcher (*10*) sich durch die accessorische Kommissur hindurch auf die andere Rückenmarkshälfte fortsetzte und, dort angelangt, zuerst nach oben und dann nach außen bog, um sich endlich mit einer mittelgroßen Ganglienzelle (*10*), die etwas aus der grauen Substanz herausgerückt war, direkt zu verbinden. In einem anderen Falle (Fig. 28) gelangte der eine der drei geschwärzten Fortsätze einer Ganglienzelle (*1*) als kommissurale Faser in die accessorische Kommissur. Obgleich dieser Nervenfasern fortwährend aus sich Äste abzweigen ließ, wurde er trotzdem bis zu seiner dichotomischen Theilung auf der anderen Rückenmarkshälfte immer stärker. Sein erster, seiner ganzen Länge nach geschwärzter Fortsatz gelangte in die untere Hälfte der Ventralstränge und theilte sich hier in zwei Äste, von denen der innere zu einer feineren, markhaltigen Längsfaser (*4*) wurde. Von zwei anderen Fortsätzen gelangte der eine (*9*) neben dem Septum in die untere Hälfte der Ventralstränge, der andere über diesen in deren oberen Theil. Der eine war nicht ganz geschwärzt, der andere durchschnitten. Ein anderer stärkerer Fortsatz (*5*), der bereits in der anderen Rückenmarkshälfte lag, gelangte nach unten und wurde zu einer ansehnlichen Längsfaser. Nun theilte sich noch innerhalb der ventralen Stränge das Ende der kommissuralen Faser in zwei Äste, von denen der untere (*6*) zu einem Achseneylinder der unteren Wurzel wurde, während sich der obere (*7*) in dem unteren Horne verästelte. Ein anderes Mal (Fig. 26) gelangte der eine geschwärzte Fortsatz einer Ganglienzelle (*8*) in die accessorische Kommissur und verband sich auf der anderseitigen Rückenmarkshälfte neben dem Septum mit dem

einen, aus der dichotomischen Theilung hervorgegangenen Aste zu einer dicken Längsfaser ( $\alpha$ ). Der andere Ast jener Längsfaser ( $c$ ) zog nach oben und außen, gab einen Fortsatz in die untere Hälfte des Ventralstranges und bald darauf wieder einen stärkeren Ast ab ( $\beta$ ), der zu einem Achsencylinder der ventralen Nervenwurzel ( $vn'$ ) wurde. Die Fortsetzung der kommissuralen Faser gelangte schließlich in das Unterhorn, doch da die Schwärzung hier aufhörte oder die Faser durchschnitten war, konnte ihre weitere Beziehung nicht festgestellt werden. Die dicke Längsfaser ( $\alpha$ ), die sich neben dem Septum getheilt hatte, gab noch unterhalb ihrer dichotomischen Theilung einen feinen Ast ab, der sich im Septum alsbald theilte. Der eine seiner Äste verband sich mit einem Aste einer anderen feinen Nervenfaser ( $\gamma$ ), der aus der grauen Substanz des anderseitigen Unterhornes kam, während der andere Ast der Längsfaser vertikal im Septum nach unten zog, um sich dann unter spitzem Winkel mit einem Aste einer kleinen Ganglienzelle (16), welche oberhalb der accessorischen Kommissur dem Septum anlagerte, zu verschmelzen. Der auf die geschilderte Weise entstandene Nervenfaden ( $s$ ) gelangte im Septum nach unten und verästelte sich dort allmählich, ohne die Peripherie zu erreichen.

Ich habe diese drei kommissuralen Verbindungen sehr ausführlich geschildert, und man könnte viele ähnliche Fälle einzeln beschreiben, so mannigfaltige Kombinationen kommen hier vor. Auf die weitere Bedeutung solcher Verbindungen werde ich erst weiter unten eingehen, ich nenne sie kombinirte kommissurale Verbindungen.

Ich habe schon erwähnt, dass gewisse Fasern für die motorische Wurzel derselben Seitenhälfte, jederseits in Form eines ansehnlichen Bündels, median von den MAUTHNER'schen Fasern nach unten in die motorische Wurzel ziehen. Es sind dünnere Achsencylinder, die zum Theil ihre Entstehung kleinen Ganglienzellen, die unterhalb und nach außen vom Centralkanale und oberhalb der Ventralstränge liegen, verdanken, oder zum Theil senkrecht nach unten und außen liegende Längsfasern sind. Jene kleinen Ganglienzellen dienen stellenweise auch Längsfasern zum Ursprunge und können manchmal in die weiße Substanz einrücken (Fig. 27 z).

Manchmal konnte ich wahrnehmen, dass kleinere Fasern aus dem Wurzelbündel der motorischen Nerven unterhalb der accessorischen Kommissur im Nervennetze der weißen Substanz sich verästelten (Fig. 27, 19). Obgleich solche Bilder zuweilen die Entstehung



von Achseneyclindern aus dem Nervenetze vortäuschen, so handelt es sich hier doch bloß um Collateraläste.

Über das anatomische Verhalten der MAUTHNER'schen Längsfasern, die bekanntlich zum Ursprunge gewisser Fasern in den drei letzten unteren Spinalnerven dienen, theile ich Folgendes mit. Ihr Ursprung aus großen Ganglienzellen im ventralen Gehirntheil, und zwar in der Nähe der Gegend des Acusticusabganges, von deren Fortsätzen einer sich auch in das Acusticusbündel begeben soll (MAYSER, GORONOWITSCH<sup>1</sup>), möge hier nicht berührt werden. Bekannt ist auch, dass die MAUTHNER'schen Fasern alsbald nach ihrem Ursprunge sich kreuzen und dass sie im caudalen Ende des Rückenmarkes sich theilen, wobei ihre Endäste aller Wahrscheinlichkeit nach zur Innervirung der Schwanzflossenmuskulatur dienen. GORONOWITSCH<sup>1</sup> fand bei Accipenser, dass von den MAUTHNER'schen Längsfasern feinste Ästchen sich abzweigen, und er konnte solche, wenn auch selten, aus der Markscheide austreten sehen.

Diese feinen Faden sah bei Protopterus auch BURCKHARDT<sup>2</sup>, der die MAUTHNER'schen Fasern aus feinsten Fibrillen zusammengesetzt denkt. Die feinen abtretenden Äste werden nach GORONOWITSCH nie zu Achseneyclindern.

An diese Entdeckung GORONOWITSCH's anknüpfend, will ich meine eigenen Beobachtungen über diese Riesenfasern mittheilen. Sie zeigen bei allen von mir untersuchten Knochenfischen gleich von ihrer Kreuzungsstelle an bis zu ihrem Ende in ihrem Verhalten eine große Gleichförmigkeit. Der im Verhältnis zur Markhülle schmale Achseneyclinder erscheint durchaus einheitlich, und von einem Zerfall in zahlreiche Längsfibrillen ist durchaus nichts zu erkennen. Immerhin habe ich stellenweise, besonders im hinteren Drittel des Rückenmarkes, eine eigenartige Differenzirung innerhalb des Achseneyclinders beobachten können, von der ich jedoch nicht zu entscheiden vermag, ob sie nicht der Ausdruck eines durch die Reagentien hervorgerufenen Zustandes sei. In Karminpräparaten habe ich nämlich gesehen, dass sich im Achseneyclinder eine Rindenschicht von einer Markzone stellenweise deutlich abhebt. Letztere ist recht ansehnlich, und da sie sich mit Karmin intensiver färbt als die Rindenschicht, so erscheint der Quer-

<sup>1</sup> N. GORONOWITSCH, Das Gehirn und die Cranialnerven von Accipenser. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888.

<sup>2</sup> R. BURCKHARDT, Das centrale Nervensystem von Protopterus annectens. Berlin 1892.

schnitt der MAUTHNER'schen Faser an diesen Stellen einer grobkernigen Zelle ähnlich. Die Markzone ist fein granuliert, die Rindenschicht jedoch ganz homogen. An Längs- oder Horizontalschnitten erkennt man die Markzone in Form einer spindelförmigen Bildung in dem Achsencylinder eingelagert. Sie hat somit mit einem Fibrillenbündel nichts zu thun. Auf dem Querschnitte erscheint der Rand des ovalen Achsencylinders, der entweder in der Mitte der Markscheide oder excentrisch in derselben liegt, bei schwächerer Vergrößerung ausgefranst. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man jedoch, dass auf den über der ganzen Oberfläche des Achsencylinders vertheilten Erhöhungen Fäserchen sich ansetzen, die sich entweder noch innerhalb der Markscheide verzweigen oder unverzweigt die Markscheide durchsetzen und auf diese Weise nach außen gelangen. Auf einem Querschnitte kann man manchmal 7—9 solche mit Karmin sich nicht färbende feinste Äste erkennen. In Chromsilber-Präparaten wird der Achsencylinder der MAUTHNER'schen Faser nur selten und nur für ganz kurze Strecken geschwärzt. In solchen Fällen kann man dann an jenen eben beschriebenen gleichfalls geschwärzten Ästchen (Figg. 27, 30 f') sehr gut beobachten, dass sie von dem Achsencylinder abzweigen, durch die Markscheide nach außen gelangen und sich dort sofort vielfach verzweigen. Diese feinen Äste sind manchmal auch dann noch geschwärzt, wenn der Achsencylinder ungeschwärzt bleibt (Fig. 30 links). An der Hauptfaser habe ich außer diesen feinen Fortsätzen und mit Ausnahme der Endäste im hintersten Abschnitte des Rückenmarkes nie andere Äste beobachtet. Von den feinen Ästchen kann ich aussagen, dass sie sich im Nervenetz der weißen Substanz der Ventralstränge verzweigen, und somit steht jede MAUTHNER'sche Faser durch zahlreiche feinste Äste mit dem Nervenetz im Zusammenhang. Es ist hier dasselbe Verhalten zu konstatiren, wie ich es für die Kolossalfasern der Lumbriciden nachgewiesen habe<sup>1</sup>, die ja auch vielfach durch feinste Äste mit dem Nervenetz des Bauchmarkes in Verbindung treten.

<sup>1</sup> In jüngster Zeit glaubt BENEDIKT FRIEDLÄNDER (Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LVIII. 1894) meine Angaben über den Zusammenhang der Kolossalfasern der Lumbriciden mit dem centralen Nervenetz bestreiten zu müssen. Es soll vielmehr nach seiner Beobachtung jenes Nervenetz um die Riesenfasern herum nichts Anderes als der Ausdruck der Struktur der Markscheide sein, denn solche giebt es nach FRIEDLÄNDER's Dafürhalten auch bei vielen Wirbellosen (!). Es thut mir leid auch heute, nach öfterem Studium von Bauchmarken der Lumbriciden (zur Beruhigung FRIEDLÄNDER's möge mitgetheilt werden, dass diese

Die Endäste der MAUTHNER'schen Fasern treten mit den drei letzten ventralen Spinalnerven aus dem Rückenmarke<sup>1</sup>. Durch die Betrachtung der Verhältnisse an horizontalen Längsschnitten wird unsere Vorstellung über den Ursprung der motorischen Nerven, den wir uns bisher nur durch die einseitige Verfolgung von Querschnitten gebildet haben, bedeutend vervollständigt. Darum gab ich mir Mühe, recht viele solche Präparate anzufertigen. Unter vielen Hunderten von Schnitten sind mir nur sehr wenige gelungen. Es liegt in der Natur der Sache, dass solche Präparate nur ausnahmsweise gelingen können, denn es schwärzen sich bekanntlich markhaltige Fasern auf größere Strecken nur selten. Immerhin gelingt es hin und wieder doch einmal, und wie ich zeigen werde, sind Schwärzungen noch auf die Länge zwischen zwei hinter einander gelegenen Spinalnerven erzielbar. Hierzu kann ich kleine Exemplare der Bachforelle empfehlen. Wenn bisher ausgedehntere Längsschnitte aus der motorischen Hälfte des Rückenmarkes mit Chromsilber so viel wie gar nicht

Präparate mit dem Mikrotome hergestellt wurden) seit dem Erscheinen meiner betreffenden Arbeit nicht in der Lage zu sein, FRIEDLÄNDER's Angaben bestätigen zu können. Ohne mich hier auf tiefere Würdigung FRIEDLÄNDER's letzter Publikation einzulassen, möchte ich nur darauf aufmerksam machen, dass jene vermeintlichen Nervenscheiden, die auf FRIEDLÄNDER's bei schwacher Vergrößerung aufgenommenen Photogrammen thatsächlich als solche erscheinen (Figg. 2—11, 13, 15), nichts Anderes als dicht um die Nervenfasern herum gelagerte, durch die Osmiumsäure tief geschwärzte Amöboidzellen sind, wie das aus der Betrachtung meiner Abbildung (Fig. 51) in der betreffenden Arbeit (Arbeiten aus dem zoologischen Institut zu Wien. Bd. VIII) klar hervorgeht. .

<sup>1</sup> Der Querschnitt des Achsencylinders ist etwas abgeplattet rund und liegt mehr oder weniger im Centrum der Markscheide. Wie bei allen markhaltigen Längsfasern der Ventralstränge kann es aber vorkommen, dass, besonders bei Esox, eine mächtige amyloide Abscheidung in der Markscheide stattfindet. Ob dies ein ausgesprochen pathologischer Vorgang ist, vermag ich nicht zu entscheiden, doch kommen solche Ausscheidungen sehr häufig vor. In solchen Fällen wird die Markscheide mit den geldrollenförmig hinter einander lagernden Amylumscheibchen (Corpuscula amylacea der Pathologen) ganz ausgefüllt und, da letztere oft den Durchmesser der Markscheide um das Mehrfache übertreffen, sogar erweitert. Auf diese Weise wird der Achsencylinder dicht an die Peripherie gedrückt und erscheint dann ganz abgeplattet. Diese amyloide Ausscheidung wird durch ein gelbes, äußerst charakteristisches Aussehen des Markmantels vorbereitet. Die Ausscheidung kann sich der Länge des Markes nach bis auf zwei Metameren erstrecken. In den Lateralsträngen kommen solche Ausscheidungen höchst selten und in den Dorsalsträngen nie vor. Es wäre möglich, dass das ausgeschiedene Amylum später wieder gelöst und resorbiert wird und die Markscheide wieder ihr normales Aussehen erhält; wenigstens habe ich oft Bilder erhalten, die hierauf schließen lassen.



behandelt resp. solche nicht beschrieben wurden, so wird das dem seltenen Gelingen zuzuschreiben sein.

An horizontalen Längsschnitten erkennt man die größeren nach außen zugekehrten Fortsätze der Ganglienzellen auf höchst charakteristische Weise V-förmig sich theilen (Fig. 32, 12; Fig. 32, 7, 8, 9, 10), wobei der eine Fortsatz nach vorn, der andere nach hinten sich wendet. Auf dem ganzen Präparate war im Lateralstrange nur eine einzige Faser auf größerer Strecke geschwärzt. Es war dies der linke Theilungsast des nach außen gekehrten Fortsatzes der Zelle 10. Die Zelle selbst lag in nächster Nähe einer unteren Nervenwurzel; etwa so nahe, wie die Zelle 1 zur nächsten motorischen Nervenwurzel (*vn*). Der linke Fortsatz dieser Zelle (10) zog als Längsfaser bis zur Wurzel des nächstfolgenden motorischen Nerven (*vn*), doch hörte die Schwärzung gerade unter der Wurzel auf, so, dass ich nicht zu entscheiden vermag, was aus dem Ende dieser markhaltigen Längsfaser wird. Sie lässt in ziemlich gleich weiten Intervallen feine Äste rechtwinkelig abzweigen, die als ganz gerade verlaufende Fäden nach der Peripherie ziehen. Die dem Centrum zugekehrten Äste der Längsfaser halten keinen so geraden Verlauf ein, sondern schlängeln sich oder verlaufen in unregelmäßiger Richtung. Ich will jene nach außen zu gerichteten Äste (*cl'*) als periphere, die nach innen zu (*nl*) gerichteten als centrale Collaterale bezeichnen.

Die ersten peripheren Collateralen gehen von jedem Theilungsaste des Zellfortsatzes gerade an der Stelle ab, an der die beiden Äste unter mehr als rechtem Winkel nach vorn beziehungsweise nach hinten biegen. In den meisten Fällen entsteht hierdurch ein äußerst charakteristisches Bild (Fig. 31, 5). Zumeist ist der nach außen gerichtete Fortsatz bis zu seiner Theilung gleich stark, es giebt aber auch sehr viele solche Fortsätze, an denen der von den Zellen abtretende Theil des Fortsatzes recht dünn ist, aber allmählich dicker wird und vor seiner V-förmigen Zweitheilung am dicksten ist (Fig. 32, 3, 10). Dieses Verhalten ist auch schon anderen Forschern bei anderen Vertebraten aufgefallen (CL. SALA bei dem Frosch). Die Erklärung dafür ist am ehesten wohl die, dass der sich verdickende Theil des Fortsatzes einen Verstärkungsast, sei es aus einer anderen Ganglienzelle oder aus einer anderen Nervenfaser, in einer Richtung erhält, die auf die Schnittebene senkrecht steht und desshalb nicht beobachtet werden kann. Den frappantesten Fall sah ich, als eine kleine Ganglienzelle (Fig. 32, 6) einen feinen,

geschlängelten Fortsatz aussandte, der in zwei mächtige Theilungsäste zerfiel, die sich bald darauf weiter theilten.

Für die Ganglienzellfortsätze, deren Theilungsäste zu Längsfasern werden, bemerke ich Folgendes. Solche Längsfasern setzen sich selbstverständlich auch auf viel größere Strecken fort, als die Länge des Präparates darstellt, und in Folge dessen können wir über das Endverhalten solcher Fortsätze nichts aussagen. An diejenigen Längsfasern, welche ihr Ende auf der Längsfläche meiner Präparate fanden, konnte ich in vielen Fällen feststellen, dass das Ende des Theilungsastes in die Wurzel eines motorischen Nerven einbog, somit zu einem peripheren Achsencylinder wurde; so verhält es sich auch wohl mit dem nach links gekehrten Theilungsaste des Fortsatzes der Zelle 3 auf Fig. 32. Nach manchen Beobachtungen (Fig. 31 *v*) muss ich aber auch die Möglichkeit gelten lassen, dass das durch Abgabe von Ästen feiner gewordene Ende einer Längsfaser sich in das Nervenetz auflöst. Andere Beobachtungen sprechen für eine dritte Möglichkeit bezüglich der Endigung einer Längsfaser. Die sicherste dieser Beobachtungen sei im Detail beschrieben. Eine größere, mit vielen feinen Netzfortsätzen geschwärzte Zelle (Fig. 31, *l*) gab einen sehr dicken Fortsatz ab, der als markhaltige Längsfaser sich fortsetzte. Gleich nach seinem Abgange gab dieser Achsencylinder eine periphere Collaterale (*cl*) ab, die, sich einem von innen nach außen und etwas vorn hinziehenden Nervenbündel *q* anschließend, sich als Achsencylinder in eine nahe gelegene untere Nervenwurzel (*vn*) begab. Von einem zweiten mächtigeren, etwas nach außen zu gekehrten Fortsatz, welcher bald darauf unter spitzem Winkel abbog, konnte sein Endverhalten, da der Fortsatz durchschnitten war, nicht festgestellt werden. Nach längerem weiteren Verlaufe gab der allmählich etwas dünner gewordene Achsencylinder abermals zwei, unweit von einander gegen die Peripherie zu abgehende Äste ab, die aber nur auf ganz kurzer Strecke geschwärzt waren. Etwas weiter ließ die Längsfaser abermals zwei periphere Collaterale sich abzweigen (*cl'*, *cl''*), die als feine Achsencylinder ihren Weg in der Richtung gegen dieselbe motorische Nervenwurzel zu fortsetzten, wie die erste periphere Collaterale der Längsfaser. Von nun an wurde die Längsfaser äußerst dünn und verband sich mit einem Aste einer entgegenkommenden anderen markhaltigen Längsfaser (*P*). In diesem Verbindungsstück (*vb*) zwischen den beiden Längsfasern endigt somit die markhaltige Längsfaser, die ihren Ursprung aus einer Ganglienzelle (*l*) nahm. Es bildet der geschilderte

Fall die dritte Möglichkeit für das Endverhalten einer markhaltigen Längsfaser. Dieser Fall ist viel zu wichtig, als dass ich das Verhalten der anderen Längsfaser ( $P$ ), welche mit der beschriebenen in Verbindung tritt, unterlassen dürfte. Diese Faser ( $P$ ) war nur auf eine kurze Strecke als ein dicker, einheitlicher, markhaltiger Achsen-cylinder zu verfolgen. Ein ziemlich dicker kurzer Zellfortsatz einer mittelgroßen Ganglienzelle (2) vereinigte sich unter spitzem Winkel mit einer anderen, leider nur auf eine ganz kurze Strecke geschwärzten dicken Längsfaser ( $q$ ), wodurch dann die kurze dicke Faser ( $P$ ) zu Stande kam. Diese theilte sich nach ihrem kurzen Verlaufe unter spitzem Winkel in zwei Äste, von denen der untere zum Verbindungsast mit der vorher beschriebenen Längsfaser wurde. Der obere Ast ( $p$ ) zog nach außen und theilte sich dann in zwei Äste, von denen der obere ( $p''$ ) nach außen verlief, um sich dann an der Peripherie des Rückenmarkes als feine Längsfaser dem peripheren, nur feinste Fasern führenden Bündel (19) anzuschließen. Von letzterem konnte ich öfter feststellen, dass es viele Fasern in die ventrale Nervenwurzel entsendet, zum Theil aber als Längsbündel unter derselben sich weiter fortsetzt. Der untere der beiden Äste theilte sich nach kurzem horizontalen Verlaufe in zwei feine Äste. Das Verhalten des oberen dieser Ästchen blieb mir unergründbar, der untere jedoch ( $p'$ ) verband sich mit einem entgegenkommenden feineren Fortsatze einer großen Ganglienzelle (7) des Unterhornes.

Indem ich mich zur Beurtheilung dieser Befunde erst später wende, möchte ich zuvor das Verhalten noch anderer Längsfasern, sowie jenes der verschiedenen Collateralen und das Verhalten der Netzfortsätze der Ganglienzellen in den Lateralsträngen erörtern.

Periphere Collateralen vereinigen sich vielfach zu kleinen Bündeln (Figg. 31, 32 *cl*; Figg. 26, 27  $q'$ ), die bis an die neurogliale Hülle ziehen, auf vielen Präparaten aber, bevor sie dieselben erreicht haben, blind zu endigen scheinen (Fig. 31 rechts). Dies rührt entweder daher, dass die Bündel ihre Richtung wechseln und in Folge dessen durchgeschnitten wurden, oder daher, dass sie überhaupt nicht weiter geschwärzt wurden. Wenn auf dem Präparat eine motorische Nervenwurzel mitgeschnitten wurde — eine gute Schwärzung des Präparates vorausgesetzt, — dann erkennt man deutlich, dass jene Bündel direkt in die Wurzel des Nerven eintreten (Fig. 31, 32 *vn*). Hierzu sei bemerkt, dass an der Zusammensetzung jener Nervenbündel nicht bloß Collateraläste von Längsfasern, sondern auch direkte Ganglienzellfortsätze (Fig. 32. 3, 8, 9, 12; Fig. 31, 5; Fig. 26. 3, 6; Fig. 27, 5,



24, 25) oder unter Umständen auch Enden von Längsfasern Theil nehmen, — wie denn zwischen all diesen ja kein principieller Unterschied besteht —, ferner Collateraläste von Längsfasern der grauen Substanz (Fig. 31, 14) oder selbst Collateraläste solcher Fasern, die durch die subcentrale oder durch die obere Kommissur von der anderen Rückenmarkshälfte herübergelangen (Fig. 31, 6; Fig. 27, 27'). Andererseits können auch von unten nach oben ziehende Ganglienzellfortsätze solche Collateraläste (Achseneylinder) in die Bündel abgeben (Fig. 27, 1, 2, 9').

Auf Querschnitten erscheinen diese Bündel in höchst charakteristischer Anordnung. Aus einem mir unbekannten Grunde kommt es manchmal vor, dass die übrigen Ganglienzellfortsätze in den Längssträngen nicht geschwärzt werden, sondern bloß diese Nervenbündel, — die ich, obgleich sie ja nicht ausschließlich periphere Collateraläste führen, der Kürze halber doch periphere Collateralbündel nennen möchte, — eine Schwärzung erfahren (Fig. 26 links). Obgleich diese peripheren Collateralbündel radial angeordnet von innen nach außen ziehen, so können doch einige Fasern aus einem Bündel in ein benachbartes übertreten oder es kann sich sogar eine collaterale Faser theilen und mit dem einen Aste sich in ein benachbartes Bündel begeben, wie das auf Fig. 26 vielfach zu finden ist. Hierdurch entstehen Verbindungen zwischen den peripheren Collateralbündeln.

Hauptsächlich sind es die peripheren Collateralbündel, die auch auf tingirten Querschnittpräparaten in den Lateralsträngen so charakteristisch septenförmig angeordnet sind (Figg. 1—4, 8—10, 12, 13). Mit ihnen ziehen die Ependymfasern an die Neurogliahülle und auch die Blutgefäße schließen sich ihnen an.

Wie verhalten sich nun die Collateralfasern der Lateralstränge in ihrem weiteren Verlaufe? Zuvor bemerke ich, dass nicht alle peripheren Collateralen zu Achseneylindern werden. Es giebt viele periphere Collateraläste der Längsfasern, welche sich in dem Nervenetz der Lateralstränge (Fig. 31 *nf'*) oft sogar ganz peripherwärts auflösen (Fig. 31 *nf*); die meisten dürften aber zu Achseneylindern werden. Was nun diejenigen Theile der peripheren Collateralen betrifft, die in nächster Nähe von motorischen Nervenwurzeln liegen, so haben wir bereits gesehen, dass sie als Achseneylinder in den abgehenden unteren Nervenstamm eintreten. Was die weiter von der motorischen Wurzel gelegenen collateralen Bündel betrifft, mag diese Entfernung nach der Längen- oder der Höhenachse des Rücken-

markes sich erstrecken, so habe ich öfter beobachtet, dass die Collateralbündel ihre Richtung ändernd, der nächsten motorischen Wurzel zustrebten. So konnte ich auf Querschnitten erkennen (Fig. 26  $q'$ ,  $q'$ ), dass solche Collateralbündel, die etwas oberhalb der motorischen Nervenwurzel gelegen hatten, an der äußersten Peripherie des Rückenmarkes, also unter der neuroglialen Hülle angelangt, nach unten biegen, um auf diese Weise die motorische Wurzel zu erlangen. Auf horizontalen Längsschnitten endlich habe ich Bilder erhalten (Fig. 32, 19), die nur so zu deuten waren, dass die Collateralbündel peripher unter der Neurogliahülle in eine Längsrichtung einbogen, um die nächste motorische Nervenwurzel ( $vn$ ) zu erreichen. Ich habe bereits erwähnt, dass ich auch Bilder erhalten habe, an denen (Fig. 31) unter oder besser gesagt durch die Wurzel ein Theil der Fasern dieser Bündel sich weiter fortsetzte. Nach vielfachen Beobachtungen von Längsschnitten jeder Art sowie nach Eindrücken, die ich nach Betrachtung von Querschnitten bei verschiedener Tubuseinstellung erlangt habe (solche Bilder lassen sich selbstverständlich nicht gut wiedergeben), muss ich behaupten, dass der Verlauf der peripheren collateralen Längsbündel zu der motorischen Wurzel nicht getrennt erfolgt, sondern dass zusammenhängende Schichten von Längsfasern, entstanden von zahlreichen collateralen Längsbündeln, die Richtung von oben nach vorn beziehungsweise nach hinten und unten nehmen. Aus all dem ist es aber ersichtlich, dass solche collaterale Längsbündel, die selbstverständlich oft auch Fasern führen, welche direkt aus Ganglienzellen entspringen, vielfach zu ausgesprochenen Längsfasern werden.

Was die inneren Collateralen der Längsfasern betrifft, so lösen sich dieselben — bis auf diejenigen, welche, sich auf die anderseitige Rückenmarkshälfte begebend, dort wenigstens periphere collaterale Äste abgeben — entweder schon in dem Nervenetze der Seitenstränge oder in dem der grauen Substanz auf. Wie ich das nach dem bereits Mitgetheilten kaum noch zu versichern brauche, können in diese Verbindung auch solche collaterale Äste eingeben, die als kommissurale Äste auf die andere Rückenmarkshälfte gelangen. Mehrere Mal sah ich solche innere Collateraläste, die selbst aus schon ziemlich peripher gelegenen Längsfasern abgehend, nach innen bis zu dem Centralkanal gelangten, um sich um diesen herum in der grauen Substanz zu verästeln (Fig. 26, 17).

Eine große Anzahl von Ganglienzellfortsätzen zeichnet sich in den Lateralsträngen durch mehr oder weniger geschlängelten Verlauf

und durch vielfache Verästelung aus. Diese Fortsätze werden nicht zu Längsfasern, sondern verästeln sich in den Lateralsträngen. Viele unter ihnen gelangen, manche sogar mit den Collateralbündeln, bis an die äußerste Peripherie des Rückenmarkes und zerfallen erst hier in ihre groben Endäste (Fig. 27, 35). Dieser peripherste Theil der Verzweigung wurde, wie ich weiter oben bereits meldete, schon bei Selachiern, Amphibien und Reptilien beobachtet und von S. RAMÓN Y CAJAL als perimedullärer Randplexus benannt. Thatsächlich kommt aber ein weiterer nervöser Plexus, wie aus der bisherigen Beschreibung hervorgeht, im gesammten Lateralstrange vor, woran auch die Fortsätze der Achseneylinder sich betheiligen und welcher weite Plexus, wie es aus einzelnen beobachteten Verbindungen evident wird (auf Fig. 31 die Verbindung zwischen den Zellen I und II), zum Theil auch noch in der grauen Substanz zwischen den Ganglienzellen der Unterhörner sich erhält. Zu bemerken wäre bloß, dass an dem peripheren Rande der Lateralstränge dieser grobe Plexus etwas dichter wird. Die weite und feinste Verzweigung dieses verhältnismäßig groben Netzes schließt dann mit einem feineren Netze ab, das ich in den ventralen Strängen bereits beschrieben und abgebildet habe (Fig. 29). Natürlich gehen beide Netze kontinuierlich, somit ohne jede Grenze, in einander über. Dieser einheitliche Nervenplexus hängt dann, wie weiter oben ausführlich erörtert wurde, ebenfalls kontinuierlich mit dem Nervenetz der grauen Substanz zusammen. Wie leicht begreiflich, gelingt es nie, das beschriebene Verhalten auf einem einzigen Bilde übersichtlich darzustellen, und es bedarf des Studiums zahlreicher Präparate, um sich von diesen Verhältnissen zu überzeugen. Aber es gelingen hin und wieder Präparate, die einen einigermaßen übersichtlichen Blick in diese Verhältnisse gewähren (Fig. 27 *Is'*). Vielfach nehmen an dem Nervenetze der Lateralstränge auch die kleinen Ganglienzellen der weißen Substanz durch die Verästelung ihrer Fortsätze Antheil (Fig. 32, 20).

In seiner letzten, bereits in dieser Arbeit citirten Publikation hat GOLGI einen Zusammenhang der Längsfasern des Rückenmarkes mit verschiedenen von ihm unbestimmten Ganglienzellgruppen vorausgesetzt. Außer dem Ursprung der Längsfasern aus Ganglienzellen sollen erstere noch durch ihre zahlreichen centralen Collateralen — die peripheren Collateralen blieben GOLGI unbekannt — mit anderen gleichfalls nicht weiter präcisirten Ganglienzellgruppen während ihres Verlaufes in Konnex treten. Dieser Zusammenhang



wird auch für andere Längsbahnen des Centralnervensystems behauptet. Wie aber dieser Zusammenhang zwischen Ganglienzellgruppen und Collateralen zu denken ist, ob durch direkte Verbindung oder durch Verästelung der centralen Collateralen — denn auch dies wäre ja denkbar — um Ganglienzellen herum, also durch Vermittelung des Nervennetzes, hierüber beharrt GOLGI in tiefem Schweigen. Seine Beobachtungen scheinen noch nicht ausgedehnt genug zu sein, um diese Frage einer definitiven Beantwortung nähern zu können. Immerhin ist GOLGI's Verneinung isolirter Ursprungscentren als ein erfreulicher Fortschritt in der Nervenlehre zu verzeichnen.

Mit Vorliegendem glaube ich GOLGI's richtige Voraussetzung, die bereits durch das Studium an Wirbellosen, schon bevor GOLGI sie ausgesprochen, längst gesichert war, auch bei den Wirbelthieren zur Geltung zu bringen.

In sehr vielen Fällen hört die markhaltige Längsfaser, wenigstens in den Lateralsträngen, noch innerhalb der Stränge, und zwar auf verhältnismäßig sehr kurzer Distanz von ihrem Ursprunge, morphologisch auf zu bestehen, physiologisch wird jedoch die Leitungsbahn nicht unterbrochen, indem das Ende der sehr verdünnten Längsfaser (Fig. 32 *vb*) sich mit einer anderen kräftigen Faser direkt verbindet. Diese letzte Faser (*P*) setzt sich zwar als solche fort (*q*), doch geht sie dadurch, dass der Fortsatz einer Ganglienzelle (2) sich mit ihr vereinigt, eine Beziehung mit jener solchen ein. In dem speciellen Falle würden zwar die Längsfasern mit jener Ganglienzelle, aus der sie ihren Ursprung nimmt (*1*), aufhören, natürlich abgesehen davon, dass jene Ganglienzelle durch ihre feinsten Netzfortsätze mit einer feineren Längsfaser (*r*) in Zusammenhang steht. Andererseits habe ich aber auch vielfach Bilder erhalten, die in so fern für einen physiologischen Weitererhalt der Längsfaser eintreten, als ein anderer starker Fortsatz einer gleichen Ganglienzelle in der entgegengesetzten Richtung sich als Längsfaser erstreckt. In solchen Fällen sind es hauptsächlich Ganglienzellen mit dichotomisch sich theilenden Fortsätzen (s. auf Figg. 31, 32), welche diesen Zusammenhang zwischen Längsfasern vermitteln und dadurch eine kontinuierliche Nervenleitung unter gewissen physiologischen Umständen möglich machen. Wir können das auch so ausdrücken, dass zwei (manchmal einseitig auch mehr wie auf Fig. 32, *1*) in entgegengesetzter Richtung verlaufende Fortsätze einer Ganglienzelle mit entgegenkommendem gleichen Fortsatze (oder Fortsätzen) einer anderen (oder

anderer) Ganglienzelle in Verbindung treten. Dieses thut auch der entgegengesetzt verlaufende Fortsatz letzterer Zelle, so dass durch Vermittelung von Ganglienzellen eine längs des Rückenmarkes verlaufende physiologische Längsbahn hergestellt wird. Diese kurzen Bahnen zwischen Ganglienzellen scheinen sich in den meisten Fällen bloß auf die Distanz zwischen zwei ventralen Nervenwurzeln zu erstrecken, was freilich, wie aus den Abbildungen (Figg. 31, 32) hervorgeht, nicht ganz schematisch zu fassen ist. Sie geben dann durch ihre peripheren Collateralen vielfach peripheren Achsencylindern den Ursprung oder treten dann mit anderen Collateralen, die theils in dem Nervennetze der weißen Substanz, theils in jenem der grauen sich verästeln, mit dem Nervennetz vielfach in Verbindung. Sie können aber in gewissen Fällen auch mit der anderseitigen Rückenmarkshälfte durch ihre kommissuralen Fasern in Verbindung treten, und zwar sowohl mit dem Nervennetze als auch mit anderen Achsencylindern und wohl in selteneren Fällen sogar mit Ganglienzellen (Fig. 27 y), denn was wir von den in die unteren Nerven austretenden Achsencylindern wissen, wird naturgemäß auch für die Längsfasern Geltung haben, da in vielen Fällen letztere zu Wurzelfasern werden.

In vielen Fällen wurden die Enden der Längsfasern zu peripheren Achsencylindern, wie viele ihrer Collateralen, doch aller Wahrscheinlichkeit nach, wofür auch Beobachtungen vorliegen, werden sich solche Enden von Längsfasern auch in das Nervennetz auflösen, wie viele ihrer Collateralen. Es können sich aber andererseits, wie hierfür vielfach physiologische und pathologische Beobachtungen eintreten, solche kettenförmige Verbindungen auch bis in das Gehirn erstrecken. Jedenfalls repräsentiren solche Züge der lateralen Stränge »kurze Bahnen«.

Meine Beobachtungen sind nicht hinreichend, um den Satz aussprechen zu dürfen, dass in den Lateralsträngen ausschließlich kurze Bahnen sich vorfinden, doch halte ich sie für hinreichend, um das hauptsächliche Vorkommen solcher in diesen Strängen zu behaupten. Da es mir nie gelungen ist, solch lange Längsfasern zu schwärzen, wie mir das in den ventralen Strängen mehrmals gelang, so ergibt sich auch daraus eine Unterstützung jener Auffassung. Wie ich oben nach tingirten Querschnitten beschrieb, kommen in den Lateralsträngen bei *Anguilla* viele recht breite Längsfasern vor, und bei *Cyprinus* geht in so fern eine Differenzirung innerhalb der Lateralstränge vor sich, als diese breiten markhaltigen Längsfasern sich in der oberen Hälfte der Lateralstränge sammeln,

wodurch in denselben ein oberer breitfasriger und ein unterer schmal-fasriger Abschnitt zur Sonderung gelangte (Fig. 8). Auch bei *Salmo* kommt eine ähnliche Sonderung vor und die breiten Fasern (Fig. 9 o) gelangen in die obere Hälfte der Lateralstränge. Auch habe ich für *Salmo* angegeben und gezeichnet, dass in dem hinteren Abschnitte des Rückenmarkes sehr breite markhaltige Längsfasern unterhalb der Dorsalstränge, diesen eng anliegend, sich gruppieren. Leider reichen hierüber meine Beobachtungen nicht weiter. Nach dem an GOLGI'schen Präparaten Beobachteten glaube ich nun, dass es sich in jenen breiten Fasern der Lateralstränge um kurze Bahnen handelt und dass dieselben höchst wahrscheinlich ihre Richtung von vorn nach hinten haben, bis die letzten Glieder dieser Kette im Endabschnitt des Rückenmarkes als periphere Bahnen abtreten. Zukünftige Untersuchungen müssen über diese Frage entscheiden, und heute können wir mit einiger Sicherheit nur daran festhalten, dass jene breiten markhaltigen Längsfasern keine aufsteigenden (nach vorn ziehenden) Bahnen sind, die mit Gehirncentren in Zusammenhang treten und etwa mit den lateralen Pyramidenbahnen der Säugethiere in Beziehung zu bringen wären. Mit den lateralen Kleinhirnbahnen sind sie schon desshalb nicht gleich zu stellen, weil sie in dem ersten Viertel des Rückenmarkes fehlen. Auch der Umstand, dass sie nach meinen Beobachtungen im caudalen Ende des Rückenmarkes durch gekreuzte Fasern aus den Unterhörnern verstärkt werden, dokumentiren sich diese Längsstränge als etwas Anderes als die genannten Stränge der Säuger.

Ich möchte nun Dasjenige mittheilen, was ich an horizontal längsgeschnittenen GOLGI'schen Präparaten an den ventralen Strängen ermitteln konnte. Von den breiten Fasern dieser Stränge habe ich nur selten und auch dann nur höchst unvollständige Schwärzungen erhalten (Fig. 32, 16), so dass meine Angaben sich lediglich auf gewisse feinere Längsfasern der Ventralstränge beziehen.

Im hinteren Drittel des Rückenmarkes, oberhalb und in nächster Nähe der accessorischen Commissur, gelingt es manchmal, feinere Längsfaserbündel auf die ganze Strecke zwischen zwei hinter einander liegenden Ventralnerven zu schwärzen (Fig. 32 *vs*, *vs'*). Diese lockeren Längsbündel sind aber durchaus nicht als separirte Bündel aufzufassen, sondern lagern zwischen dickeren Längsfasern, und nur durch den Umstand, dass die zwischen ihnen liegenden Längsfasern sich nicht schwärzen, erscheinen sie als ein einheitliches Bündel. Die einzelnen Längsfasern zeichnen sich durch geschlängelten Verlauf



aus. In zwei Fällen gelang es mir aber auch, etwas dickere, ganz gerade verlaufende Längsfasern auf dieselbe Länge wie die vorigen zu schwärzen (Fig. 32, 18).

Jene geschlängelt verlaufenden Längsfasern entspringen auf die verschiedenste Weise aus Ganglienzellen, wie ja dieses oben schon beschrieben wurde. Auf horizontalen Längsschnitten ist manchmal zu beobachten, dass ein Fortsatz einer Ganglienzelle (Fig. 32, 15), aus dem Unterhorne kommend, sich theilt, wobei die beiden Theilungsäste, in entgegengesetzter Richtung verlaufend, als ab- und aufsteigende (nach hinten und vorn gewendete) Längsfasern dem Bündel sich beigesellen. Man sieht auch kommissurale Fasern (*c*), die, von der einen Rückenmarkshälfte kommend, auf die andere gelangen, um sich dort als einfache Längsfasern weiter fortzusetzen. Vielfach erkennt man auch, dass dickere Fasern sich in einen ab- und aufsteigenden Ast theilen. Was uns aber an diesen Längsfasern vor Allem interessirt, ist ihr gegenseitiges Verhalten. Man erkennt an ihnen oft kurze Fortsätze, es sind diese zumeist solche Collaterale, die in dem Nervenetz der weißen Substanz ihr Ende finden und bereits bei Betrachtung der Querschnitte genügendlich besprochen sind. Aber nicht diese Collateralen sind es, die uns hier speciell interessiren, sondern diejenigen, welche zwei Längsfasern unter einander verbinden. Ich will hier einen Fall aus den zahlreichen von mir auf Fig. 32 abgebildeten herausgreifen und durch die Erörterung desselben diese Verhältnisse klar legen. Es war eine dickere Faser (Fig. 32, 17), welche, von der Kommissur (*s*) herkommend, sich T-förmig theilte, wie dieses in den Ventralsträngen üblich ist, und somit in einen auf- und absteigenden Ast zerfiel. Die eine dieser Längsfasern (links) war nur auf kurzer Strecke geschwärzt, so dass ich ihr weiteres Verhalten nicht verfolgen konnte, die andere Längsfaser jedoch (rechts) verlief bis zu dem Ende des Schnittes. Sie gab viele aber nur in Form kurzer Fortsätze erhaltene Äste ab, welche nicht weiter studirt werden konnten; wahrscheinlich sind unter ihnen nach dem auf Querschnitten Ermittelten zahlreiche Collaterale für das Nervenetz. Weiter setzte sich diese Längsfaser geschlängelt fort. Dann gab sie einen kurzen Fortsatz ab (*m*), der sie mit einer benachbarten Längsfaser verband. Ein ähnlicher Verbindungsast (*m'*) war auch vor ihrem Ende zu sehen. Da das Ende dieser Längsfaser (*n*) nicht weiter geschwärzt war, aber auch das Präparat bald endete, konnte ihr weiteres Verhalten nicht festgestellt werden. Solche Verbindungsäste zwischen den

Längsfasern der Ventralstränge sind sehr häufige Erscheinungen ( $m''$ ,  $m'''$ ). In einem anderen Falle verband sich der eine Theilungsast ( $o$ ) einer größeren Faser (20), der aus der grauen Substanz zu kommen schien, nach einigem Verlaufe mit einer anderen, Anfangs mit ihr parallel verlaufenden Längsfaser ( $o'$ ), zu einer dickeren Längsfaser ( $\pi$ ).

Wie wir sehen, giebt es hier eine Menge von Befunden in der Verbindung der Längsfasern unter einander. Die sorgfältige Durchsicht meiner mit Genauigkeit ausgeführten Abbildungen giebt den besten Begriff hiervon. In diesen Längsfasern liegen offenbar längere Bahnen vor, ob sie aber zu den längsten, etwa zu den Pyramidenbahnen, gehören, lässt sich natürlich einstweilen nicht entscheiden. Was wir über sie festgestellt haben, ist, dass sie außer zahlreichen Collateralen, die sich in dem Nervennetz auflösen, noch eine große Anzahl von Fortsätzen besitzen, die sie unter einander vielfach verbinden, und dass eben so wie in den kurzen Bahnen der Lateralstränge, indem die Faser sich mit einer entgegenkommenden oder neben ihr verlaufenden anderen Faser verschmilzt, sie aufhört morphologisch ferner zu bestehen.

Wie ich dies bereits hervorgehoben, habe ich in zwei Fällen auch dickere Längsfasern in den Ventralsträngen zu schwärzen vermocht. Diese zeigen scheinbar ein einfacheres Verhalten als jene oben beschriebenen Längsfasern. Vor Allem ist ihr Verlauf ein durchaus gerader (Fig. 32, 18). Auf den Umstand, dass diese Fasern fast gar keine Collateraläste zeigen, möchte ich kein Gewicht legen und eher annehmen, dass jene nicht geschwärzt wurden und zwar um so mehr, als die daneben befindliche, sonst gleichfalls glatte Längsfaser (21) deutlich einen Collateralast aufweist. Wenn nun auch diese Fasern während ihres Verlaufes die Kontinuität bewahren, so habe ich doch an einer Stelle eine Verbindung ( $r$ ) zwischen zwei neben einander verlaufenden Fasern gesehen und auch eine Theilung der Faser beobachtet, wobei ihre beiden Äste als Längsfasern parallel neben einander weiter verliefen.

Hieraus wird wahrscheinlich, dass alle Längsfasern, mögen sie auch lange Bahnen vorstellen, Verbindungen unter einander eingehen oder dass die Längsfaser morphologisch überhaupt dadurch, dass sie mit einer anderen verschmilzt, ganz aufhört. Man könnte dann eigentlich mehr nur im physiologischen Sinne von Längsbahnen noch sprechen. Es besteht aber im morphologischen Sinne ein Unterschied zwischen kurzen und langen Bahnen. Solche morphologisch kurze Bahnen

führen hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, die Lateralstränge in sich, während die Ventralstränge zumeist lange Bahnen in sich bergen.

Zum Schlusse erörtere ich den Ursprung der hinteren Spinalnerven. Die Fasern dieses Nerven nehmen ihren Ursprung 1) aus dem Oberhorne derselben Seite, 2) aus dem Oberhorne der anderen Seite, 3) aus dem dorsalen Strange derselben Seite, 4) aus dem der entgegengesetzten Seite, 5) aus dem Unterhorne derselben Seite und 6) aus dem der anderen Seite. Somit haben die hinteren Wurzeln ein sehr weites Ursprungsgebiet.

Wie bereits mitgetheilt, gelingt es viel schwerer, brauchbare GOLGI'sche Präparate aus dem Gebiete der Dorsalstränge zu erhalten als aus den motorischen Gebieten. Auf Querschnittpräparaten, auf denen im ventralen Gebiet eine Menge werthvoller Einzelheiten zur Anschauung gelangen, ist oft im ganzen dorsalen oder sensitiven Gebiet gar nichts geschwärzt, und bloß entlang des oberen Septums sieht man einige Chromsilberklumpen ausgeschieden. Nur von der Forelle und vom Aale, bei welch letzterem die motorischen Bezirke sich selten und motorische Ganglienzellen überhaupt nie schwärzen, konnte ich brauchbare Präparate erzielen.

Die Ursprungsfasern aus den Unterhörnern werden wohl am besten mit den Fasersystemen begonnen, welche die obere (hintere) Kommissur entweder in der Quere oder von unten nach oben durchsetzen. Bei der Erörterung des sehr lehrreichen Rückenmarkes von *Orthogoriscus* habe ich bereits ausführlichst folgende Fasersysteme beschrieben<sup>1</sup>. Erstens Faserzüge, die aus dem dem Unterhorne der übrigen Gnathostomen entsprechenden ventralen Abschnitte des Rückenmarkes kommend, in dem oberen oder sensitiven Abschnitte derselben Seite ausstrahlen. Dann breite Faserbündel, die aus derselben Stelle herrühren und sich auf die anderseitige Hälfte des sensitiven Abschnittes begeben, und endlich Faserbündel, die aus dem einen sensitiven Abschnitte quer durch die Kommissur auf die andere Seite gelangen und dort direkt in die Wurzel des oberen Spinalnerven eintreten. Diese Faserzüge sind bei allen von mir untersuchten Knochenfischen deutlich zur Wahrnehmung gelangt. Ich konnte auf meinen Querschnitten von Stelle zu Stelle Faserbündel erkennen, die, aus den Unterhörnern kommend, ohne sich an der oberen Kommissur zu kreuzen, sich in die Oberhörner begaben (Fig. 1) oder im Falle, dass auf dem Präparate obere Nervenwurzeln

<sup>1</sup> l. c.



getroffen waren, direkt deren Fasern sich beimengten (Fig. 8). Kreuzungen sind in der oberen Kommissur, wenn auch nicht an jeder beliebigen Stelle, so doch bei allen Knochenfischen deutlich zu erkennen (Figg. 2, 3, 4, 9). In manchen Fällen lassen sich die Fasern dieser Kreuzungen bis in die Unterhörner hinunter verfolgen (Fig. 9). Bei dem Aale, dessen obere (hintere) Kommissur besonders stark entwickelt ist, kann man diese Fasersysteme sehr gut verfolgen. Man kann sich schon auf tingierten Querschnitten davon überzeugen (Fig. 3), dass außer den angeführten Faserzügen auch noch solche Fasern in der oberen Kommissur vorhanden sind, die von der einen Rückenmarkshälfte in den anderseitigen Lateralstrang gelangen und weiter oben bereits auch erörtert wurden. Ich will nun an der Hand von GOLGI'schen Präparaten die Einzelheiten dieser Faserzüge, so weit sie die oberen Spinalnerven betreffen, vorführen. Die aus den Unterhörnern in die Oberhörner gelangenden Nervenfasern sind entweder solche direkten Ursprunges, d. h. solche, die unmittelbar aus Ganglienzellen entspringen, oder Fasern indirekten Ursprunges, d. h. Fasern, welche aus den Nervennetzen der Unterhörner entstehen. Fasern indirekten Ursprunges habe ich, ähnlich wie es bei höheren Wirbelthieren beobachtet wurde, in der Nähe des Centralkanals (Fig. 26, 18) oder sogar sehr weit unten aus dem Nervennetz der Unterhörner entspringen sehen (Fig. 27, 36). Solche Fasern, die aus dem gleichseitigen Unterhorn kommend, sich in die Oberhörner begeben, nannte KÖLLIKER bekanntlich Reflexcollateralen. Ich unterscheide unter ihnen solche, die in die Oberhörner derselben Rückenmarkshälfte und solche, die durch die obere (hintere) Kommissur in das anderseitige Oberhorn gelangen. Eben so verhalten sich nach meinen Beobachtungen bei den Knochenfischen auch die Fasern direkten Ursprunges, die bekanntlich beim Hühnchen von v. LENHOSSÉK und von S. RAMÓN Y CAJAL entdeckt wurden. Sie können bei den Knochenfischen aus Ganglienzellen an jeder Stelle der Unterhörner entspringen, doch stets aus kleineren oder doch nur mittelgroßen Zellen (Fig. 27, 37), und können eben so wie die Fasern indirekten Ursprunges entweder in das gleichseitige Oberhorn oder in das der entgegengesetzten Seite gelangen. Die ungekreuzten Fasern, mögen sie direkten oder indirekten Ursprunges sein, gelangen zusammen in recht ansehnlichen Bündeln jederseits in die Oberhörner, wie dieses oben auf Tinktionspräparaten gezeigt wurde. In von diesen vollständig getrennten Bündeln und selbst auf andere Stellen des Rückenmarkes vertheilt, gelangen durch die obere

(hintere) Kommissur die gekreuzten Fasern in die Oberhörner, wie dies bereits auch nach Karminpräparaten von mir weiter oben dargestellt wurde. Diese Fasern indirekten Ursprunges verbinden sich mit Längsfasern in den Oberhörnern (ob alle, vermag ich nicht zu entscheiden), wodurch sie zu Collateralästen derselben werden; jene direkten Ursprunges setzen sich als direkte periphere Fasern in die betreffende hintere Nervenwurzel fort (Fig. 26, 18'). Außer diesen Fasern giebt es aber noch viele solche, welche, direkt aus Ganglienzellen der Unterhörner kommend, sich im Nervenetz der Oberhörner auflösen. Auch unter diesen Fasern unterscheide ich solche, die in das Oberhorn derselben Seite (Fig. 26, 29) und solche, welche in das Oberhorn der anderen Seite gelangen. Fasern wie die letzteren können auch Äste in die Seitenstränge entsenden (Fig. 27, 30), doch konnte ich das weitere Verhalten dieser Äste — ob sie in das Nervenetz aufgehen oder zu Achsencylindern werden — nicht feststellen. Außer diesen Fasern habe ich einmal auch eine dickere, von unten nach oben strebende Faser beobachtet (Fig. 27, 26), welche allem Anscheine nach ein Fortsatz einer höher gelegenen Ganglienzelle des Unterhornes war. Sie gelangte bis zum unteren Theil der Oberhörner, wo sie sich in zwei Äste theilte. Der eine derselben begab sich in die obere Hälfte des gleichseitigen Lateralstranges und spaltete sich dort in zwei Nebenäste, deren weiteres Verhalten ich wegen ungenügender Schwärzung nicht verfolgen konnte. Der andere Ast des Fortsatzes bog von links nach rechts und gelangte auf diese Weise auf die andere Rückenmarkshälfte. Er gab je eine Faser in jedes Oberhorn ab, deren weiteres Verhalten nicht eruirt werden konnte. In das Oberhorn derselben Seite gelangende und in dessen Nervenetz sich auflösende Fasern habe ich auch aus den Lateralsträngen kommen sehen (Fig. 27, 28, 33).

Alle diese Fasern dienen zur Verstärkung des Nervennetzes der Oberhörner.

Jene Auffassung über den Ursprung der hinteren Spinalnervenwurzeln aus dem Rückenmarke, die sich seit der Zeit der Einführung der GOLGI'schen Technik allmählich Bahn gebrochen hat, wird durch die anatomischen Verhältnisse der Knochenfische mehrfach modificirt. Schon GOLGI hatte Einwand dagegen erhoben, dass bei den Säugethieren jede periphere Faser sich durch T-förmige Vereinigung zweier Längsfasern konstruiren soll. Was die Knochenfische betrifft, so kann ich zwar für eine große Zahl der peripheren Fasern, etwa für ein Drittel, eine T-förmige Vereinigung zugeben,

doch nicht für alle. Was zuerst diejenigen peripheren Oberwurzelfasern betrifft, die nicht aus einer T-förmigen Vereinigung zweier Längsfasern entstanden, so können solche Fasern aus dem Nervenetze des Oberhornes dadurch entstehen, dass zwei ganz kurze und vielfach verästelte Fasern sich zu einer peripheren Faser vereinigen (Fig. 33, 16), welche direkt in die obere Nervenwurzel eintritt. So lange nur diese periphere und markhaltige Faser im Rückenmarke verweilt, giebt sie fortwährend feinere Äste ab. Es kann eine solche Faser auch in größerer, d. h. nicht allzugroßer Entfernung von der Wurzel des hinteren Spinalnerven sich konstruieren, dann für die kurze Strecke bis zu der Nervenwurzel als markhaltige Längsfaser in den Dorsalsträngen verlaufen und zum Schlusse in jene einbiegen (20). Als ein weiterer Fall wäre zu nennen, dass aus den Oberhörnern, und zwar aus einem verhältnismäßig recht weiten Gebiete, eine Faser sich sammelt, nachher aber auf die anderseitige Rückenmarkshälfte übertritt, dort sich mit einer anderen aus dem nervösen Netze konstituirten Faser verschmilzt und dann als markhaltige periphere Faser direkt in die Nervenwurzel jener Seite sich fortsetzt. (Einen ähnlichen Fall stellt auch 21 auf Fig. 26 dar.) Ob es jedoch immer so ist, ob in jedem Falle die Faser aus jener Hälfte des Rückenmarkes, in welcher sie in den Nerven eintritt, Fäserchen aufnimmt, ist nicht zu entscheiden, da ich auch Fälle beobachtet habe (9), in denen eine Faser sich bloß aus der einen Rückenmarkshälfte konstituiert, um dann als markhaltige Faser in die andere Rückenmarkshälfte zu gelangen und sich dort als periphere Faser der Nervenwurzel beizugesellen. Es lässt sich ferner auch nicht in allen Fällen entscheiden, ob solche kommissurale Fasern Einzelfasern oder Collateraläste von Längsfasern sind (9, 10). Kommissurale Einzelfasern treten mit kommissuralen Collateralen zu kleinen Bündeln zusammen (8, 9, 11, 12, 14, 15, 17) und gelangen so aus der einen Rückenmarkshälfte in die andere. Dieses geschieht im Allgemeinen durch die obere Kommissur (Fig. 3), an Stellen aber, wo Wurzeln hinterer Spinalnerven sich befinden, auch oberhalb der Kommissur.

In den meisten Fällen vereinigen sich zwei Längsfasern der Dorsalstränge oder feine Fasern in den Hinterhörnern T-förmig zu einer Faser (2, 3, 4, 5, 6, 7), welche dann markhaltig wird und als peripherer Achsencylinder in die Hinterwurzel (*hn*, *hn'*) eintritt. Die Längsfasern an den Dorsalsträngen, die zu dieser Vereinigung zusammentreten, können auch markhaltige Längsfasern sein. Die Längsfasern geben nun, gleichviel ob sie markhaltig oder marklos sind,



bekanntlich zahlreiche Collateraläste ab, die sich in dem Oberhorne derselben Seite, theilweise aber auch in dem Nervenetze der Dorsalstränge verästeln (Fig. 33, 4, 7; Fig. 27, 32). Man kann diese Ausstrahlung von Collateralästen an Querschnitten, besonders in dem medialen Theil der Dorsalstränge (Fig. 26, 23), gut beobachten. Auch sieht man oft sehr deutlich, dass solche Längsfasern ihre Collateraläste zu Bündeln vereinigen (Textfigur 6 *a*, *a'*, *a''*, *a'''*), die dann in ziemlicher Entfernung von einander durch die weiße Substanz in das Oberhorn (*hh*) treten und sich in dessen feinstem Nervenetze

Fig. 6.



aufösen. Auch der für andere Wirbelthiergruppen bereits bekannte Fall konnte beobachtet werden, indem eine Längsfaser einen ihrer Collateraläste (Fig. 33, 2' in die anderseitige Rückenmarkshälfte entsandte, wo derselbe in dem Nervenetz des Hinterhornes (*hh'*) sich auflöste. Ein weiterer, wie es scheint bisher nicht beobachteter Ursprung von peripheren Fasern der hinteren Spinalnerven besteht darin, dass, ganz ähnlich wie bei der T-förmigen Vereinigung, zwei entgegenkommende Längsfasern sich vereinigen, die vereinigte Faser aber auf die anderseitige Rückenmarkshälfte gelangt, um dann dort als periphere Nervenfaser in die Nervenwurzel einzutreten (Fig. 33, 12, 14, 17).

Die sich zu peripheren Nervenfasern vereinigenden Längsfasern bilden, so weit sie in den Dorsalsträngen liegen, mit solchen Fasern, die ohne Vereinigung direkt in die Nervenwurzel gelangen (Fig. 33, 20), die markhaltigen und marklosen Längsbahnen der Dorsalstränge. Bezüglich des Endverhaltens dieser Längsfasern wurde durch KÖLLIKER

die Vermuthung ausgesprochen, dass der obere Abschnitt der Faser bis zu dem Gehirn reiche und Verbindungen zwischen Rückenmark und Gehirnthteilen herstelle, während der untere Abschnitt der Faser sich nach kurzem Verlaufe von der Stelle der Vereinigung an in dem Hinterhorne verästelt. In der obersten Region, etwa von dem dritten bis vierten Spinalnerven aufwärts, mag diese Annahme ihre Geltung haben, ob sie aber auch für die unteren Theile des Rückenmarkes zutrifft, ob etwa sogar aus der Sacralregion bis hinauf zum Hirne sich in ununterbrochenem Verlaufe solche Längsfasern erhalten, dafür ist der Beweis einstweilen noch nicht erbracht, denn die physiologischen und pathologischen Beobachtungen zwingen nur zur Annahme einer physiologischen, nicht aber einer morphologischen Längsbahn. Durch die innige Verbindung der Längsfasern mit anderen Längsfasern wäre ja eine physiologische Längsbahn, auch ohne kontinuierlich bis zum Hirne ziehende Längsfasern, recht gut denkbar. Ich kann von den Knochenfischen bloß berichten, dass ich beide »Theilungsäste« der peripheren Faser auch nach nicht allzu langem Verlaufe sich vollständig verästeln sah, oft aber auch, sich auf weitere Strecken fortsetzend, beobachten konnte, ohne dass sie sich verästelt hätten. Ich glaube darum, dass, da die Wurzel eines Nerven am besten als ein an einen harten Gegenstand gedrückter Malerpinsel zu denken ist, deren Fasern, die peripheren Achsen-cylinder, sich im Rückenmarke vielfach verästeln — wobei die der Länge des Rückenmarkes nach gestellten den weitesten Verlaufe in demselben haben, — man sich die Sache wie folgt vorstellen kann. Von solchen peripheren Fasern an, die aus der Vereinigung zweier verzweigter Ästchen hervorgehen (Fig. 33, 16), giebt es alle möglichen Übergänge bis zu solchen, die sich durch T-förmige Vereinigung gebildet haben und deren beide Äste auf weite andere Gebiete von hinteren Nervenwurzeln übergreifen und somit einen größeren Ursprungsbezirk haben, was gute Präparate ganz genau zeigen. Dabei ist die Form der Verästelung der letztgenannten Fasern (Abgang von Collateralen unter rechtem Winkel) aus der in die Länge gezogenen Form des nervösen Centralorgans erklärlich.

Außer den beschriebenen Fasern giebt es in den Oberhörnern und den Dorsalsträngen noch andere nervös-faserige Elemente. Zum Theile sind es Fortsätze mittelgroßer Ganglienzellen, die aus dem obersten Theile der Unterhörner (Fig. 26, 19; Fig. 27, 26, 30; Fig. 33, 26) in das sensitive Gebiet gelangen und sich dort in den Dorsalsträngen und theilweise sogar in den Oberhörnern verästeln. Nie

habe ich diese Fortsätze auf eine andere Weise als in dem Nerven-  
netze endigen sehen. Auch an der Grenze zwischen Dorsal- und  
Lateralsträngen (Fig. 26, 22; Fig. 27, 21, 33) gelangen ähnliche Fort-  
sätze vielfach aus letzteren in erstere, wie denn auch das Nerven-  
netz beider Stränge kontinuierlich in einander übergeht und die Ab-  
grenzung beider nur in den Stärkeverhältnissen etc. der Längsfasern  
sich zu erkennen giebt.

Es giebt aber auch noch andere nervöse Fasern im sensitiven  
Bezirke, von denen ich nicht zu entscheiden vermag, ob sie mit sol-  
chen oben beschriebenen Ganglienfortsätzen in Beziehung zu bringen  
sind oder, theilweise wenigstens, mit dem Ursprung von hinteren  
Spinalnervenfasern direkt zusammenhängen. Besonders in den late-  
ralen Theilen der Dorsalstränge trifft man solche, oft abenteuerlich  
aussehende Bildungen. Eine feinere Faser (Fig. 33, 19) zieht von  
außen nach innen bis in das Oberhorn, biegt dann nach außen und  
gelangt so abermals in den Dorsalstrang, wo sie sich einem von  
innen nach außen strebenden Bündel anschloss. Sowohl im Dorsal-  
strange als auch in dem Hinterhorne nahm sie viele feine Äste aus  
dem Nervenetze auf. Man könnte diese Faser so auffassen, dass  
sie theilweise aus dem Nervenetze des Dorsalstranges, theilweise  
aus dem des Hinterhornes entspringend, zu einer peripheren Faser  
wird. Solche Ansabildungen kommen auch in dem medianen Dorsal-  
strang und in dem Oberhorn vor. So sehen wir in 21 eine solche  
Ansa, die mit dem einen Schenkel in dem Hinterhorn und mit dem  
anderen in dem medialen Theil des Dorsalstranges liegt, wobei die  
beiden Schenkel in parallelem Verlaufe weiter gelangen. Die Ansa  
nimmt fortwährend Äste aus dem Nervenetze des Hinterhornes und  
dem medialen Dorsalstrange auf. Das Endsicksal der beiden  
Ansaenden habe ich nicht ermittelt.

Aus der bisherigen Beschreibung geht deutlich hervor, dass der  
Ursprung der hinteren Spinalnervenfasern sich nicht ausschließlich  
auf die Oberhörner beschränkt, sondern dass theilweise wenigstens  
auch das Nervenetz der Lateralstränge dazu beiträgt.

Hier wäre noch das Verhalten der Ganglienzellen in den Hinter-  
hörnern und in den Dorsalsträngen, sofern sie bis jetzt nicht bespro-  
chen wurden, zu erörtern. Solche kleine Ganglienzellen, mögen sie  
in den Oberhörnern oder in den Dorsalsträngen liegen, geben zahl-  
reiche, gewöhnlich sehr feine Äste ab (Fig. 33, 18, 22), die aber selbst  
auch dann, wenn sie dicker und von längerem Verlaufe sind (24),  
immer in dem Nervenetze sich auflösen. Dass sie, ähnlich moto-



rischen Ganglienzellen, direkte Achsencylinder in die oberen Nervenwurzeln entsenden, habe auch ich nie sicher gesehen. Nur einmal beobachtete ich einen Fall, den ich getreu gezeichnet habe (Fig. 33, 1) und beschreiben will. Es war eine kleine, unweit der Nervenwurzel gelagerte Ganglienzelle aus der lateralen Hälfte des Dorsalstranges, welche (Fig. 33, 1) mehrere Netzfortsätze im Dorsalstrange verzweigen ließ, zwei lange Fortsätze aber in das Oberhorn sandte, die sich dort verästelten. Ein anderer Fortsatz (1'), der allem Anscheine nach auch Netzfortsätze abzweigen ließ, gelangte bis in die Nervenwurzel, doch war er dort abgeschnitten, so dass sein weiterer Verlauf unermittelt blieb.

Auf tingierten horizontalen Längsschnitten kann man erkennen, dass nach außen und entlang der Hinterhörner die Lateralstränge viel feinere Fasern führen (Fig. 14 *lf'*) als der angrenzende laterale Theil (*lf*). Es ist dies nicht bei allen Fischen so deutlich zu beobachten wie bei den Cyprinoiden, und auch nicht an jeder Stelle des Rückenmarkes. Das Aussehen der betreffenden Stelle rührt daher, dass der dem Oberhorne anliegende Abschnitt der Dorsalstränge nur sehr wenige markhaltige Längsfasern führt. Leider konnte durch die GOLGI'sche Methode hierüber nichts ermittelt werden, als was ich bereits nach Osmium-Karminpräparaten mitgetheilt habe. Ich gedenke nur noch jenes Fasersystems, welches ich unter dem Namen »vertikale Kommissur« bei *Orthogoriscus* beschrieben und auch bei anderen Knochenfischen beobachtet habe (Fig. 8). Bei den Schlangen wurde es auch von SCHAFFER gesehen. Es zieht nach meinen Beobachtungen aus dem sensitiven Gebiet in ganz senkrechter Richtung neben dem Centralkanal nach unten, kreuzt sich dann unterhalb desselben mit dem der anderen Seite und gelangt so in den ventralen Strang.

Am deutlichsten und schönsten habe ich dieses Bündelpaar bei *Orthogoriscus* gesehen<sup>1</sup>. Diese Faserbündel hat bei *Trigla* und bei den anuren Batrachiern EDINGER<sup>2</sup> noch vor mir beobachtet und meint, dass sie durch die Vorder- und Seitenstränge, namentlich aber durch die ersteren hirnwärts gelangen. Obgleich ich diese Annahme EDINGER's für möglich halte, glaube ich einstweilen, dass sie noch des Beweises bedarf. In neuerer Zeit haben nach GOLGI'schen

<sup>1</sup> l. c. Figg. 11, 12 *h'''*.

<sup>2</sup> L. EDINGER, Über die Fortsetzung der hinteren Rückenmarkswurzeln zum Gehirn. *Anatom. Anzeiger*. Bd. IV. 1889.

Präparaten S. RAMÓN Y CAJAL bei dem Hühnchen, CL. SALA bei dem Frosche und RETZIUS bei Lachsembryonen gewisse Oberhornzellen beschrieben, die einen ihrer Fortsätze ganz senkrecht nach unten schicken und, nachdem sich solche von beiden Seiten unter dem Centralkanal kreuzten, in die Ventralstränge gelangen lassen und zwar ganz in jene Gegend, in welche auch die Enden der vertikalen Kommissuren gelangen. Besonders nach der Abbildung von RAMÓN Y CAJAL wäre es nicht unmöglich, dass diese Forscher den Ursprung der vertikalen Kommissur entdeckt haben; es wäre dann auch wahrscheinlich, dass diese Fortsätze in den Ventralsträngen zu Längsfasern würden und dass dieselben mit den Pyramidensträngen hirnwärts streben, wie dieses EDINGER meint. Ich selbst habe über all das keine Erfahrung.

Zum Schlusse will ich die Resultate dieser Arbeit einheitlich zusammenfassen.

Wenn wir von den primitivsten bisher bekannten Rückenmarksverhältnissen, denen der Plectognathen, ausgehen, so sehen wir bei diesen Knochenfischen noch keine Sonderung der weißen von der grauen Substanz, das heißt, es haben sich die Längsbahnen noch zu keinem kompakten Bündel gruppiert, und somit besteht noch dasselbe Verhalten wie in der Bauchmark derjenigen Evertibraten, die noch keine gangliösen Verdickungen daran aufweisen (Fußstränge der Gasteropoden, Bauchmark der Sipunculaceen und Nemertinen). »Bei den Plectognathen kommt es, abgesehen von den vier Längssträngen, die jedoch in Vergleichung zu dem Rückenmarksquerschnitte von sehr untergeordneter Bedeutung sind, zu keiner Sonderung von grauer und weißer Rückenmarkssubstanz, vielmehr sind die Längsfasern zerstreut im gesammten Rückenmark angeordnet«. Diese Längsbündel sind zwei ventrale, die Vorstufen der Ventralstränge, und zwei laterale, die Vorstufen der Lateralstränge der höheren Knochenfische. Außerdem habe ich bei Tetrodon auch zwei dorsale Längsbündelchen beschrieben, die bei *Orthogoriscus* sich noch nicht konsolidiert haben; es sind dies die Vorstufen der Dorsalstränge. Alle diese Längsstränge werden, mit einziger Ausnahme eines Theiles der ventralen Bündelchen, welche markhaltige Fasern führen, von marklosen Fasern gebildet, doch kommen in die graue Substanz eingestreut auch markhaltige Längsfasern vor. Es spiegelt sich in einem solchen Rückenmark, theilweise wenigstens, die Ontogenese

des Rückenmarkes anderer Vertebraten in so fern, als die Markcheiden der Längsbündel bei den Wirbelthieren sehr spät, zum Theil sogar im postembryonalen Leben sich bilden. In einem Punkte freilich hat sich das Rückenmark der Plectognathen einseitig entwickelt, da sich die Ganglienzellen auf ganz bestimmte Stellen gruppieren, doch dürften zukünftige Untersuchungen in so fern an der Sache ändern, als möglicherweise noch kleinste Ganglienzellen im ganzen Rückenmarke eingestreut aufzufinden sein möchten. Wichtig ist es aber, dass das ganze Rückenmark von einem in sich abgeschlossenen Nervenetze gebildet wird, dass innerhalb dieses Nervenetzes die Ganglienzellen und die langen, zum Theil markhaltigen Längsfasern liegen und mit demselben vielfach zusammenhängen.

Von diesem primären Zustande erfolgte nun die Differenzirung der Rückenmarksstruktur der höheren Knochenfische (wie auch die bei den übrigen Vertebraten, von den Selachiern ausgehend, doch nicht von den Plectognathen).

Wie ich es erwähnt habe, muss bezüglich der Anordnung der Ganglienzellen im ursprünglichen Rückenmarke eine andere Gruppierung angenommen werden, als sie die Plectognathen aufweisen. Es muss eine diffuse Anordnung derselben vorausgesetzt werden. Später concentrirte sich dann ein Theil der Ganglienzellen als sogenannte motorische Zellgruppe in die Unterhörner, was sich bereits bei den Plectognathen einstellte; ein anderer geringerer Theil erhielt sich im Oberhorne der übrigen Teleostier. Bei anderen Gnathostomen, von den Selachiern angefangen bis hinauf zu den Säugern, ist die Gruppierung der Ganglienzellen in der grauen Substanz des Rückenmarkes eine allgemeinere als bei den Teleostiern, was denn überhaupt mit der geraden Richtung des größeren Theiles der Vertebraten (Selachier, Dipnoer, Batrachier, Sauropsiden, Säuger) im Stammbaume und mit der Abzweigung (Teleostier) in Einklang gebracht werden kann. Bei den Teleostiern concentriren sich die Ganglienzellen hauptsächlich im Unterhorne und das Oberhorn besitzt nur wenige und nur ganz kleine Zellen. Diese fallen bei den Plectognathen ganz aus, was aller Wahrscheinlichkeit nach ein durch die Plectognathen erworbener Zustand ist. Ein weiterer Theil der Ganglienzellen bleibt aber in seiner ursprünglichen Lage bei allen Wirbelthiergruppen liegen; es sind dies die Ganglienzellen der weißen Substanz. Sie finden sich überall vor, selbst die höchsten Säugethiere nicht ausgenommen, nur scheint es, dass sie in der aufsteigenden Reihe an Zahl bedeutend einbüßen.



Zur weiteren Differenzirung gehört die Sonderung der weißen Substanz von der grauen, was auf die Weise erfolgt, dass die Längsfasern in die peripheren Theile des Rückenmarkes hinausrücken, ohne jedoch von dort das Nervenetz zu verdrängen, was auch nach den allgemeinen Grundprincipien des Baues vom Centralnervensystem unmöglich wäre. Das Nervenetz erhält sich auch in der weißen Substanz, doch sind seine Maschenräume je nach dem specifischen Bedürfnis entsprechend weiter als in der grauen Substanz. Obgleich die Sonderung der weißen Substanz von der grauen bei den Knochentischen noch vielfach unvollkommen ist, ist sie mit Ausnahme der Plectognathen doch überall erreicht. Besonders bei den Salmoniden sind vielfach, wie in geringerem Grade auch bei anderen Knochenfischen, Längsbündel in die Unterhörner eingestreut, und solche sind auch oberhalb des Centralkanals bei den Selachiern noch vorhanden. Am unvollständigsten ist diese Sonderung bei den Knochenfischen in den sensiblen (dorsalen) Gebieten.

Auch innerhalb der weißen Substanz erfolgen gewisse Differenzirungen in der Gruppierung zusammengehörender Längsbahnen, die ursprünglich offenbar eine ganz zerstreute Lagerung inne hatten. Die Ventralstränge sind lange Bahnen und von diesen sind wohl die Pyramidenbahnen (caudalwärts von unbestimmter Länge) die längsten. Die Lateralstränge führen bei den Knochenfischen zumeist nur kurze Bahnen und außerdem Wurzelfasern für die ventralen Nerven. Letztere sind vielfach periphere Collateraläste von Längsbahnen und Fasern. Aber auch bei den Knochenfischen erfolgt eine gewisse Differenzirung innerhalb der Lateralstränge, die in der dorsalen Gruppierung von dickeren markhaltigen Längsfasern sich kund giebt. Wie weit aber diese letzte Differenzirung mit jener der Lateralstränge der Sauropsiden und Säugethiere (laterale Pyramidenbahn, laterale Kleinhirnbahn, Gower'scher Strang) gleichzustellen ist, bedarf der weiteren Aufklärung. Eben so treten auch in den Dorsalsträngen der Knochenfische schon gewisse Differenzirungen auf, die jedoch vor der Hand mit den GOLL'schen und BURDACH'schen Strängen der höheren Vertebraten sich nicht vergleichen lassen. Nur so viel steht fest, dass sich die Ventralstränge in jeder Beziehung bei allen Vertebraten gleich verhalten.

Bei Berücksichtigung des gesammten Nervensystems scheint es sehr wahrscheinlich, dass die verschiedenen Differenzirungen innerhalb der grauen Substanz der Amnioten mit der Sonderung derjenigen Bahnen, die indirekt oder direkt mit der Großhirnrinde verknüpft

sind, eng zusammenhängen und dass somit diese Sonderung mit dem Auftreten und der weiteren Entfaltung der Großhirnklappen, in so fern diese sich nicht auf specielle Ausbildung anderweitiger Differenzirungen bezieht, auch die Sonderung innerhalb des Rückenmarkes bedingt.

Die Fortsätze der Ganglienzellen lassen sich — doch giebt es vielfache Übergänge — bei allen Bilaterien folgendermaßen eintheilen. 1) In Verbindungsfortsätze, welche zwei Ganglienzellen unter einander direkt, also ohne Netzvermittlung, verbinden; 2) in Achsencylinderfortsätze oder solche, die entweder direkt oder nach einigem Längs- oder Querverlaufe (Letzteres durch die Kommissuren) zu peripheren Nervenfasern werden, und 3) in Netzfortsätze oder solche, die in das Nervenetz des Centralnervensystems sich auflösen.

Obgleich alle Nervenfasern, so weit sie direkte Ganglienzellfortsätze und nicht Nervenfasern indirekten Ursprunges sind, in diese drei Kategorien sich einreihen lassen, so giebt es doch eine Menge Kombinationen; denn jeder Achsencylinder giebt Netzfortsätze im Centralorgane ab und es kann ja ein kombinirter Verbindungsfortsatz, der zu einer kurzen Längsbahn wird, sowohl Äste in das Nervenetz als auch periphere Collaterale, die zu peripheren Achsencyclindern werden, abgeben etc. Der innige Zusammenhang aller einzelnen nervösen Theile im Centralnervensystem unter einander bringt dies mit sich. Aus all Dem folgt aber, dass eine Scheidung der Ganglienzellfortsätze in sogenannte Protoplasmafortsätze und Nervenfortsätze nur unter Berücksichtigung der obigen Gesichtspunkte, nicht aber in dem Sinne GOLGI's noch in dem derjenigen Forscher, die die Protoplasmafortsätze für nervös erklären, zulässig ist.

Nur in so fern ist ein Fortsatz ein Achsencylinderfortsatz, als er thatsächlich zu einem peripheren Nerven wird, nicht aber, in so fern er nach längerem Verlaufe sich im Centralnervensystem auflöst. Darum sind zweierlei Ganglienzellen zu unterscheiden, je nachdem sie unter ihren Fortsätzen einen oder mehrere Achsencylinder besitzen oder solcher ermangeln. Diese Eintheilung würde mit der GOLGI'schen zusammenfallen, in so fern nach Berücksichtigung des oben Gesagten denjenigen Zellen, deren Fortsätze alle im Centralnervensystem endigen, keine sogenannten Nervenfortsätze zuerkannt werden. Einer dritten Kategorie von Ganglienzellen kommt keine allgemeine Verbreitung zu, sie beschränken sich auf eine große Zahl

wirbelloser Thiere und sind Zellen, die nach allen Seiten durch Verbindungsfortsätze (Anastomosen) mit benachbarten Zellen zusammenhängen.

Es giebt kurze und lange Längsbahnen. Für die kurzen ist hier der Nachweis erbracht, dass sie Ganglienzellen auf weite Strecken unter einander verbinden, wodurch eine kettenförmige Bahn entsteht. In Wirklichkeit sind kurze Bahnen lange Verbindungsfortsätze. Ob das vordere Ende der Kette in einer Gehirnganglienzelle entsteht, ist höchst wahrscheinlich, bedarf jedoch noch des Nachweises. Solche kurze Bahnen sind aller Wahrscheinlichkeit nach im ventralen Gehirnabschnitte (Stammhirn) vielfach vorhanden. Wie sich die langen Bahnen verhalten, ist nicht in allen Punkten festgestellt, doch ist so viel sicher, dass auch sie durch Collaterale mit dem Nervenetz der grauen Substanz derselben Seite (GOLGI, manchmal auch mit jenem der entgegengesetzten Seite, mit dem Nervenetz der weißen Substanz und durch andere Äste unter einander zusammenhängen. Der innige Zusammenhang aller Theile des Centralnervensystems unter einander bringt auch kombinierte kommissurale Verbindungen hervor, die ich unter diesem Namen vorführte.

Der Ursprung der oberen wie der unteren Spinalnerven erstreckt sich auf sehr weite Gebiete, sowohl in der Richtung der Höhen- als auch in der der Längsachse des Rückenmarkes. Das Gebiet der motorischen Nerven ist aber in der Querebene größer als jenes der dorsalen Nerven. Jeder Spinalnerv, mag er ein dorsaler oder ein ventraler sein, sammelt seine Fasern theils aus der Rückenmarkshälfte derselben Seite, theils aus der anderen Rückenmarkshälfte. Was von dem Ursprung der Fasern derselben Rückenmarkshälfte gilt, dasselbe gilt in jeder Beziehung von denen aus der anderen Rückenmarkshälfte, welche die Kommissuren passiren.

Die motorischen Nervenfasern entspringen aus Ganglienzellen; der periphere Achseneylinder braucht aber nicht direkt aus einer Ganglienzelle abzugehen, er kann auch von einem längeren oder kürzeren Fortsatz derselben, mag dieser Fortsatz, welcher der drei Arten immer angehören, abgehen. Die dorsalen Nervenfasern entspringen zum größten Theil aus dem Nervenetze, sind also Fasern indirekten Ursprunges. Sowohl diese Fasern, als auch jene direkten Ursprunges, aus mittelgroßen Ganglienzellen, beziehen die dorsalen Nerven auch aus den Unterhörnern. Fasern direkten Ursprunges



im Gebiete des sensitiven Gebietes konnten mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden.

Die vertikale Kommissur führt wahrscheinlich Fasern direkten Ursprunges aus Ganglienzellen der Oberhörner (S. RAMÓN Y CAJAL), die, oberhalb der Ventralstränge sich kreuzend, in denselben zu Pyramidenbahnen werden (EDINGER).

Das Nervennetz erstreckt sich auch in die weiße Substanz.

Vorliegende Untersuchung begründet somit nichts weiter, als was meine früheren Untersuchungen, besonders über das Centralnervensystem der Wirbellosen, gebracht und was die Phylogenese des Nervensystems bezeugt: den innigsten Zusammenhang sämtlicher nervöser Theile des Centralnervensystems unter einander.

## Erklärung der Abbildungen.

### Allgemeine Bezeichnungen.

Alle Querschnitte von Karminpräparaten sind bei Vergrößerung Oc. 3, Ob. 4 REICHERT gezeichnet.

<i>vh</i> Vorderhörner,	<i>hn</i> obere Spinalnerven,
<i>hh</i> Hinterhörner,	<i>vs</i> ventrale Längsbündel (Funiculi ventrales),
<i>m</i> Gegend der oberen Kommissur,	<i>ls</i> laterale Längsbündel (Funiculi laterales),
<i>n</i> Gegend der centralen unteren Kommissur,	<i>ds</i> dorsale Längsbündel (Funiculi dorsales),
<i>c</i> periphere untere Kommissur,	<i>f</i> MAUTHNER'sche Fasern.
<i>s</i> Septum inferius,	
<i>s'</i> Septum superius,	
<i>vn</i> untere Spinalnerven,	

### Tafel I.

- Fig. 1. *Esox lucius* L. Querschnitt durch das Halsmark.  
 Fig. 2. *Esox lucius*. Querschnitt durch den mittleren Abschnitt des Rückenmarkes.  
 Fig. 3. *Anguilla vulgaris* L. Querschnitt durch den mittleren Abschnitt des Rückenmarkes. *I* oberer, *II* unterer Abschnitt der lateralen Längsstränge.  
 Fig. 4. *Anguilla vulgaris*. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des Rückenmarkes. *w* Schnitte der dicken und *v* der feinen Längsfasern der unteren Hälfte des ventralen Längsbündels. *I* oberer, *II* unterer Abschnitt.

- Fig. 5. *Esox lucius*. Querschnitt aus der weißen Substanz des Rückenmarkes. Osmium-Karminpräparat. *gz* Ganglienzelle; *p* nervöses Netz; *p'* neurogliales Netz; *nz* große Neurogliazelle; *gf* Kapillargefäß (Vergr. Oc. 2, Ob. XI Imm. REICHERT).
- Fig. 6. *Cyprinus carpio* L. Horizontalschnitt aus der grauen Substanz des Rückenmarkes. Zwei mit einander anastomosirende Ganglienzellen (Vergr. Oc. 2, Ob. 6 REICHERT).
- Fig. 7. *Anguilla vulgaris*. Querschnitt aus der Gegend der hinteren Hörner des Rückenmarkes. *p'* Hinterhörner (Vergr. Oc. 3, Ob. 8 HARTNACK).

## Tafel II.

- Fig. 8. *Cyprinus carpio*. Querschnitt aus dem vorderen Drittel des Rückenmarkes. *I* oberer, *II* mittlerer, *III* unterer Abschnitt des lateralen Längsbündels.
- Fig. 9. *Salmo fario* L. Querschnitt aus dem vorderen Abschnitt des Rückenmarkes.
- Fig. 10. *Salmo fario*. Dasselbe aus dem hinteren Abschnitt.
- Fig. 11. *Salmo fario*. Dasselbe aus dem Filum terminale.
- Fig. 12. *Perca fluviatilis* Rond. Querschnitt aus der vorderen Hälfte des Rückenmarkes. *i* an Gliazellen reiche Gegend.
- Fig. 13. *Esox lucius*. Querschnitt durch die Wurzel des ersten Nervenpaares.
- Fig. 14. *Esox lucius*. Horizontaler Längsschnitt durch den mittleren Theil der Hinterhörner. *gs, lf* Längsbündel (Vergr. Oc. 3, Ob. 4 REICHERT).
- Fig. 15. *Esox lucius*. Längsschnitt aus dem dorsalen Theile des Seitenstranges (Vergr. Oc. 4, Ob. 6 REICHERT).
- Fig. 16. *Cyprinus carpio*. Horizontaler Längsschnitt aus der grauen Substanz. Zwei mit einander anastomosirende Ganglienzellen (Vergr. Oc. 2, Ob. 6 REICHERT).

## Tafel III.

- Fig. 17. *Cyprinus carpio*. Querschnitt aus dem linken ventralen Längsstrange. GOLGI'sches Präparat<sup>1</sup> (Vergr. Oc. 2, Ob. 6 HARTNACK).
- Fig. 18. *Salmo fario*. Querschnitt aus der linken Hälfte des Rückenmarkes. *lf* weiße Substanz; *gs* graue Substanz. GOLGI'sches Präparat (Vergr. Oc. 4, Ob. 6 HARTNACK).
- Fig. 19. *Cyprinus carpio*. Querschnitt aus dem Rande des rechten Vorderhornes. Zwei mit einander anastomosirende Ganglienzellen. GOLGI'sches Präparat (Vergr. Oc. 2, Ob. 8 HARTNACK).
- Fig. 20. *Cyprinus carpio*. Querschnitt aus dem rechten vorderen Horne und dem ventralen Längsbündel. *gs* graue Substanz; *lf* Längsbündel. GOLGI'sches Präparat (Vergr. Oc. 2, Ob. 8 HARTNACK).
- Fig. 21. *Salmo fario*. Querschnitt aus der grauen Substanz des Rückenmarkes. Osmium-Karminpräparat (Vergr. Oc. 2, Ob. XI Imm. REICHERT).
- Fig. 22. *Cyprinus carpio*. Querschnitt aus dem unteren Rande der Vorderhörner. *gs* graue Substanz; *lf* Längsfasern; *q* radiäre Bündel; *z* Ganglienzelle. Osmium-Silberpräparat (Vergr. Oc. 2, Ob. 8 HARTNACK).

<sup>1</sup> Wo bloß »GOLGI'sches Präparat« angegeben ist, verstehe ich GOLGI's langsames Verfahren.

Fig. 23. *Cyprinus carpio*. Schräger Horizontalschnitt durch das linke Unterhorn. *gs* graue Substanz; *lf* laterale Längsbündel (Vergr. Oc. 2, Ob. 4 REICHERT).

Fig. 24. *Esox lucius*. Schräger Horizontalschnitt (Vergr. Oc. 2, Ob. 4 REICHERT).

Fig. 25. *Salmo fario*. Aus der grauen Substanz oberhalb und lateral vom Centralkanal (Vergr. 2/6).

#### Tafel IV.

(GOLGI'sche Präparate.)

Alle beziehen sich auf *Salmo fario*.

Fig. 26. Querschnitt aus der Gegend des fünften Nervenpaares. Nach drei Präparaten zusammengestellt.

Fig. 27. Dasselbe nach vier Präparaten zusammengestellt.

#### Tafel V.

(GOLGI'sche Präparate.)

Bezieht sich auf *Salmo fario*.

Fig. 28. Querschnitt durch die untere Kommissur. Ein Präparat.

Fig. 29. Querschnitt aus dem ventralen Längsstrange (Vergr. Oc. 4, Ob. 6 HARTNACK).

Fig. 30. Querschnitt durch die ventrale Rückenmarkshälfte aus der Gegend des zweiten Spinalnervenpaares. Nach zwei Präparaten zusammengestellt.

Fig. 31. Horizontaler Längsschnitt aus der linken ventralen Hälfte des Rückenmarkes. Ein Präparat.

#### Tafel VI.

(GOLGI'sches Präparat.)

Fig. 32. *Salmo fario*. Dasselbe wie zuvor. Nach zwei Präparaten.

#### Tafel VII.

(GOLGI'sches Präparat.)

Fig. 33. *Salmo fario*. Horizontaler Längsschnitt durch die Gegend der hinteren Hörner. Nach vier Präparaten zusammengestellt.



# Über die Entwicklung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei *Rana temporaria*.

Von

**P. h. Stöhr**

in Zürich.

---

Mit Tafel VIII—XII und 1 Figur im Text.

---

## Einleitung.

Die Entwicklungsgeschichte des Pankreas hat in den letzten Jahren interessante Wandlungen durchgemacht. Lange Zeit hindurch glaubte man, dass die Bauchspeicheldrüse nur als eine aus der dorsalen Darmwand hervorstühende Knospe entstehe. Und diese Lehre blieb in Kraft trotzdem, dass GOETTE (6) zwei Pankreasanlagen beim Hühnchen und v. KÖLLIKER (10) Andeutungen von zwei solchen Anlagen beim Kaninchen beobachtet hatten; konnte doch BALFOUR in seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie (2) noch den Satz aufstellen, dass die Entwicklung des Pankreas in der ganzen Reihe der Wirbelthiere nach einem sehr konstanten Typus erfolge und dass der ursprüngliche Zustand die Entwicklung eines einzigen (dorsalen) Ganges sei.

Auch der Nachweis GOETTE's (8), dass bei der Unke das Pankreas sich aus drei Anlagen, einer dorsalen und zwei — rechts und links vom primitiven Lebergang hervorsprossenden — ventralen Knospen entwickle, scheint unter der Fülle des von GOETTE gebotenen Materials ganz übersehen worden zu sein, denn die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte erwähnen dieses Befundes in keiner Weise. Erst 1891 ist diese Beobachtung GOETTE's der Vergessenheit entrissen worden durch GOEPPERT (4), der nicht nur GOETTE's Fund bestätigte, sondern auch für die geschwänzten Amphibien geltend

nachwies. Nun erschien in rascher Folge eine ganze Reihe von Mittheilungen, welche für Säugethiere (STOSS 26), Vögel (FELIX 3, SAINT REMY 22), Reptilien (SAINT REMY 20, 21) und Teleostier (STÖHR 25, GOEPPERT 5, LAGUESSE 14) überall drei Pankreasanlagen, eine dorsale und zwei ventrale, ergaben. Auch die neueren Befunde beim Menschen ergaben, wenn nicht Gleichlautendes, so doch nicht direkt Widersprechendes. PHISALIX (17, ZIMMERMANN (26, HAMBURGER (9) hatten da zwei Pankreasanlagen — eine dorsale und eine rechte ventrale — gefunden, während die Beobachtungen von FELIX (3) auch beim Menschen die Existenz dreier Pankreasanlagen — die dritte war auch hier ein linkes ventrales Pankreas — wahrscheinlich machten. So schien nun bald die genügende Grundlage geschaffen, um die dreifache Pankreasanlage als gültig für die Wirbelthiere zu proklamiren.

Aber noch fehlten die wichtigen Selachier und die Cyclostomen, von welch letzteren überhaupt gar kein sicheres Pankreas bekannt war. Die hier erzielten Resultate waren ganz außerordentlich interessante. Bei *Ammocoetes Planeri* bildet sich nach v. KUPFFER (12) nur eine, und zwar eine dorsale Pankreasanlage; allerdings entstehen aus dem primitiven Lebergang zwei Divertikel, die mit den ventralen Pankreasanlagen anderer Thiere wohl verglichen werden könnten, allein diese Divertikel liefern kein Pankreas, sondern Lebersubstanz. Im weiteren Verlaufe obliterirt der primitive Lebergang, die Leber entleert dann ihr Sekret in den Darm durch die dorsale Pankreasanlage, welche sich mit dem rechten Leberdivertikel in Verbindung gesetzt hat. Dieser letztere Vorgang stimmt in so fern mit dem Entwicklungsgange anderer Wirbelthiere überein, als bei diesen regelmäßig dorsales und rechtes ventrales Pankreas mit einander verschmelzen. Der Schluss, dass die seitlichen Divertikel des *Ammocoetes*-Leberganges den ventralen Pankreasanlagen anderer Wirbelthiere homolog sind, ist — trotzdem dass diese Divertikel hier nur Lebersubstanz bilden — gewiss berechtigt; er dient gleichzeitig zur Erklärung der Befunde, welche LAGUESSE (15) an Selachiern (*Acanthias*) verzeichnet. Diese schließen sich nämlich gegen alle Erwartung durchaus nicht direkt dem bei der Mehrzahl der Wirbelthiere Konstatirten an. Bei *Acanthias* entwickelt sich gleichfalls nur ein, und zwar ein dorsales Pankreas; wie bei *Ammocoetes* entstehen aus dem primitiven Lebergang zwei Divertikel, welche gleichfalls Leber liefern, und zwar sind sie die ausschließlichen Quellen der Leber, indem die zwischen beiden Divertikeln liegende

Leberanlage nur zur Gallenblase wird. Aber bei *Acanthias* obliterirt der primitive Lebergang nicht und das dorsale Pankreas verbindet sich nicht mit dem rechten Divertikel. Ohne die Befunde bei *Amocoetes* stünden die Selachier unvermittelt den anderen Vertebraten gegenüber.

Es ist natürlich, dass unter dem Gewichte dieser neuen That-sachen unsere Anschauungen sich ändern; zwischen Leber und Pan-kreas scheinen in der That viel nähere genetische Beziehungen zu bestehen, als man in den letzten Jahrzehnten angenommen hatte<sup>1</sup>. Alles deutet darauf hin, »dass diese Organe<sup>2</sup> aus einem zu Grunde liegenden einheitlichen, entlang des Mitteldarmes sich erstreckenden Gebilde durch funktionelle und morphologische Differenzirung hervor-gegangen seien« (v. KUPFFER 12, pag. 22).

Warum »entlang des Mitteldarmes«, würde nicht genügen »am Anfang des Mitteldarmes« zu sagen? Nach dem bisher Mitgetheilten würde letztere Bezeichnung allerdings den Vorzug verdienen, allein es existirt noch eine andere Abhandlung v. KUPFFER's (11) über die Entwicklung von Pankreas und Milz bei *Acipenser sturio*, in welcher neben den drei bekannten Pankreasanlagen noch eine vierte be-schrieben wird. Dieses »hintere dorsale Pankreas« soll nach v. KUPFFER früher als die übrigen Pankreasanlagen entstehen, und zwar als ein Divertikel am hinteren Ende des Mitteldarmes. Desswegen nimmt v. KUPFFER die ganze Länge des Mitteldarmes als Mutter-boden in Anspruch für Leber und Pankreas und — für die Milz; denn die beiden dorsalen Pankreasanlagen von *Sturio* nehmen nur in ihrer rechts von der Mittellinie gelegenen Hälfte an der Pankreas-bildung Theil, während sie auf der linken Seite die Milz und das subchordale Lymphgewebe liefern sollen.

Das sind gleich zwei Angaben, die unser Interesse in hohem Grade fesseln müssen, denn vier Pankreasanlagen sind noch nirgends beschrieben und auch von einer Abstammung der Milz vom Pankreas ist, wenn wir von einer alten Angabe GOETTE's (6) absehen, noch nicht die Rede gewesen.

<sup>1</sup> Nach REICHERT (19) entstehen Leber und Pankreas aus einer gemein-schaftlichen Anlage; diese mit obigen Ausführungen übereinstimmende Angabe basirt aber auf den in der damaligen Zeit (1840) noch sehr unvollkommenen Methoden der Untersuchung, welche die nahe bei einander liegenden Anlagen beider Organe nicht zu trennen vermochten.

<sup>2</sup> v. KUPFFER rechnet auch dazu die Milz, deren Abstammung vom Pan-kreas mir nicht völlig erwiesen zu sein scheint (siehe auch weiter unten).



Zunächst muss man sich fragen, ist es denn möglich, dass eine ganze Anzahl mit modernen Hilfsmitteln ausgerüsteter Forscher das hintere dorsale Pankreas gänzlich übersehen haben können. Diese Frage kann bei näherer Betrachtung ruhig mit »Ja« beantwortet werden, denn es ist leicht denkbar, ja sogar wahrscheinlich, dass die Meisten ihr Augenmerk nur auf die Umgebung des Mitteldarm-anfanges gerichtet haben, dass weiter caudal gelegene Regionen gar nicht in den Bereich der diesbezüglichen Forschungen gezogen worden sind. Angesichts der Resultate v. KUPFFER's bei *Sturio* erwuchs jetzt die Aufgabe, die dorsale Darmwand anderer Vertebraten in ihrer ganzen Länge zu untersuchen, die Derivate derselben in ihrer Entwicklung zu verfolgen. Ich habe das bei *Rana temporaria* unternommen.

Es handelte sich für mich nicht nur um die Suche nach dem hinteren dorsalen Pankreas, sondern auch um die Verfolgung anderer an der dorsalen Darmwand vor sich gehenden Entwicklungsprocesse; ich meine die Entwicklung der Hypochorda, die nach der übereinstimmenden Aussage aller damit Beschäftigten ein Derivat des Darmepithels ist, und die Umbildung des Schwanzdarmes. Die genauere Kenntnis der Entwicklung dieser Organe scheint mir nicht nur um ihrer selbst willen, sondern vor Allem der schwierigen Milzfrage wegen nöthig.

Nur durch eingehende Berücksichtigung aller um diese Zeit sich abspielender Processe scheint mir die Frage, »wie entsteht die Milz«, einer befriedigenden Lösung entgegengeführt werden zu können.

## I. Die Entwicklung der Hypochorda.

### Litterarische Übersicht.

Eine Monographie über die Entwicklung der Hypochorda scheint nicht vorhanden zu sein, es giebt keine Arbeit, die sich speciell mit der Entwicklung dieses räthselhaften Gebildes befasst hätte. Alles, was wir davon wissen, beruht auf Mittheilungen, die nur so nebenbei, gelegentlich anderer Untersuchungen, gemacht worden. Unter diesen Umständen darf ich wohl auf Nachsicht rechnen, wenn diese historische Darstellung nicht lückenlos ist.

Der Erste, welcher die Hypochorda gesehen zu haben scheint, ist LEYDIG (16, pag. 101, Taf. IV Fig. 10), welcher dieselbe bei *Se-lachiern* mitten in die Chorda hinein verlegt, ein Irrthum, der wohl

durch die damaligen (1852) Methoden veranlasst worden ist. Im Jahre 1869 gab GOETTE (7) eine genauere Beschreibung des Gebildes, das er »Achsenstrang des Darmblattes« nennt und dessen Entwicklung er bei Bombinator genauer verfolgt hatte. Dort bildet sich der Achsenstrang als ein solides Gebilde in der ganzen Länge des Darmblattes, etwa von der Mitte des Vorderdarmes bis zum Ende des Schwanzdarmes, schnürt sich vom Darm ab und wird zwischen Aorta und Chorda dorsalis eingezwängt; er erscheint bald pigmentirt und erhält sich bis zum Ende des Larvenlebens. Vom Achsenstrang in das Aortenlumen wachsende Fortsätze sollen da Blutkörperchen erzeugen. Die ursprünglich geäußerte Vermuthung, dass der Achsenstrang sich in einen Theil des Lymphgefäßsystems umwandle, ließ GOETTE in seinem großen Werk über die Unke (8, pag. 269, 774) wieder fallen, hielt aber im Übrigen seine erste Beschreibung aufrecht, nur sollten die Fortsätze nicht in das Aortenlumen hineinreichen, sondern nur die Aortenwand einstülpen. Auch bei Forellenembryonen hat GOETTE den Achsenstrang in gleicher Ausdehnung getroffen.

SEMPER, der den Achsenstrang in zwei Abhandlungen (23 [pag. 9, 15], 24 [pag. 256]) erwähnt (er nennt ihn »hypochordaler« oder »subchordaler« Zellenstrang<sup>1</sup>), korrigirt den Irrthum LEYDIG's und bestätigt für *Mustelus*, *Scyllium* und *Acanthias* das Zugrundegehen des Stranges, dem er eine wesentliche Rolle in der Vergleichung der Wirbelthiere und Wirbellosen prophezeit. Genauere diesbezügliche Untersuchungen hat SEMPER nicht angestellt.

Die genaueste Beschreibung stammt von BALFOUR (1, pag. 227). BALFOUR bestätigt nicht nur für die Selachier den entodermalen Ursprung der Subchorda, sondern beschreibt auch zwei Abtheilungen, deren eine im Kopf, deren andere im Rumpf gelegen ist und die am hinteren Rande der Visceralspalten mit einander in Verbindung stehen. Die Rumpfsubchorda entwickelt sich zuerst, und zwar als eine Leiste der dorsalen Mittellinie der Darmwand, in welche eine kleine Verlängerung des Darmrohres hineinreicht. Dann spaltet sich die Leiste ab, und zwar zuerst vorn, dann hinten. In gleicher Weise entwickelt sich die Kopfschorda. Bei einem *Torpedo*embryo hängt die Rumpfschorda vorn durch einen Stiel mit der Schlundwand zusammen. Mit der Entwicklung der dorsalen Aorta legt sich diese zwischen Darmwand und Subchorda, welche späterhin von vorn nach hinten atrophirt und spurlos verschwindet.

Der Fortschritt, der durch BALFOUR's Mittheilungen gegeben

wurde, liegt in der Entdeckung zweier Abtheilungen der Hypochorda, sowie in dem Nachweis, dass das Darmlumen sich in die Hypochordanlage erstreckt. Ein Hohlraum in der abgeschnürten Hypochorda selbst scheint bei Selachiern nicht zu existiren, denn auch RABL (18, pag. 215, 241) erwähnt bei Selachiern nichts davon. Dagegen fand RABL, dass die Hypochorda segmental angelegt wird (Embryo mit 17 Urwirbeln), dieser Zustand dauert jedoch nur kurz, denn bei einem älteren *Pristiurusembryo* war die Hypochorda schon kontinuierlich und nur noch am hinteren Ende segmentirt.

Das scheint Alles zu sein, was über die Hypochorda bekannt ist. Es existiren zwar noch eine Reihe Bemerkungen über die Hypochorda, allein dieselben beschränken sich nur auf kurze Erwähnung des bereits Bekannten, tragen zur Förderung unserer diesbezüglichen Kenntnisse in keiner Weise bei.

Die neueren Lehrbücher über Entwicklungsgeschichte enthalten gar nichts über die Genese der Hypochorda.

### Eigene Untersuchungen.

Ich beginne mit der Beschreibung eines 3,2 mm langen Embryo mit acht Myomeren. Die dorsale Darmwand liegt um diese Zeit der Chorda dicht an<sup>1</sup> und wird in der Medianebene im Bereich des vorderen Chordaendes bis nahe zum ersten Myomer durch eine einfache Lage kubischer Epithelzellen gebildet. Von da ab verdickt sich die Darmwand, und zwar Anfangs durch Höherwerden der Epithelzellenlage, die weiterhin (in der Gegend des zweiten Myomers) mehrschichtig wird. Diese Verdickung nimmt caudalwärts, etwa vom fünften Myomer, wieder etwas ab, ist aber bis in die Gegend des *Canalis neurentericus* noch zweischichtig und geht dort ohne scharfe Grenze in die Zellenmasse der Chorda dorsalis über (Taf. VIII Fig. 1).

Es besteht also in diesem Stadium in der Medianlinie der dorsalen Darmwand eine dorsalwärts vorspringende, cranial- und caudalwärts sich abflachende Kante. Dieselbe ist ausgezeichnet durch eine stärkere Pigmentirung ihrer Zellen und enthält im Bereich des zweiten bis vierten Myomers vom Darmlumen her sich erhebende Hohlräume, kleine Spalten, die mit ihren blinden Enden in caudaler Richtung

<sup>1</sup> In den halbschematischen Figuren ist der größeren Deutlichkeit zwischen Chorda und ihren ventralen Nachbarn ein kleiner Spalt gelassen. Das wahre Verhalten lässt sich aus der Betrachtung der nicht schematisirten Querschnitte (Taf. X Fig. 10 und folg.) erkennen.

umbiegen. Dieselben sind nicht immer mit wünschenswerther Schärfe begrenzt; stellenweise lassen sich Verwechslungen mit intercellularen Spalten, wie sie auch anderwärts zwischen den Entodermzellen bestehen, nicht mit absoluter Sicherheit ausschließen. Ich würde diese Spalten nicht beschreiben, wenn nicht der weitere Verlauf der Entwicklung ihre Erwähnung rechtfertigte.

In einem nur wenig vorgeschritteneren Stadium<sup>1</sup> — der Embryo hatte eine Länge von 3.5 mm und ebenfalls acht Myomeren — war die Kante schon von der dorsalen Darmwand abgeschnürt, und zwar vorn in der Strecke vom zweiten bis sechsten Myomer, hier stellte sie einen zwischen Chorda und dorsaler Darmwand verlaufenden cylindrischen Strang, die Hypochorda, dar. Die Abschnürung war indessen keine vollständige, an fünf Stellen hing die Hypochorda durch kurze Brücken noch mit der Darmwand zusammen. Die Vertheilung der Brücken war eine derartige, dass vom zweiten bis zum fünften Myomer auf jedes eine Brücke traf (Fig. 2). Die Zellen der vorderen Brücken waren in dorsoventraler Richtung komprimirt (Taf. XI Fig. 10), dicht an einander gedrängt und zeigten damit, dass von hier aus noch weiteres Material zur Bildung der Hypochorda geliefert werde. An einzelnen Stellen, sowohl der dorsalen Darmwand wie der Hypochorda selbst, zeigten sich kleine Kanäle. Der caudale Theil der Kante, vom sechsten Myomer an, zeigte zwar noch das ursprüngliche Verhalten, den kontinuierlichen Zusammenhang mit der Darmwand, doch waren die Hypochordaelemente leichter von den übrigen Entodermzellen abzugrenzen<sup>2</sup>. — Der eingeleitete Abschnürungsprocess schreitet nun rasch weiter; bei einem 3,6 mm langen Embryo mit etwa 18 Myomeren war die Trennung der Hypochorda schon bis zum 11. Segment erfolgt, und zwar in ähnlicher Weise unvollständig; aber mit keiner deutlichen segmentalen Anordnung, indem im Bereich des siebenten Myomers eine Brücke fehlte, im Gebiet des achten und neunten Myomers je eine, im Bereich des zehnten und elften Myomers zusammen drei Brücken die Verbindung mit der

<sup>1</sup> Wenn ich hier von einem »vorgeschritteneren« Stadium spreche, so hat das nur Bezug auf die Hypochorda. Sonst scheint der erstbeschriebene Embryo eher etwas älter zu sein, wie aus der beginnenden Abgrenzung eines neunten Myomers und aus dem Verhalten des neurenterischen Kanals hervorgeht. Es beweist das wohl, dass die Hypochorda nicht genau zu derselben entwicklungsgeschichtlichen Periode sich abschnürt.

<sup>2</sup> Ich habe desshalb auch die caudale Partie der Hypochorda in der Fig. 2 dunkelgrün gemalt.



dorsalen Darmwand vermittelten. Die im vorhergehenden Stadium konstatirten Brücken waren auch hier noch nachzuweisen, kleine Differenzen bestanden aber in so fern, als die dem zweiten und dem dritten Segment angehörigen Brücken einander sehr nahe gerückt waren und statt der zwei dem fünften und sechsten Segment angehörigen schmalen Brücken eine einzige breite vorhanden war (Fig. 3). Vom elften Myomer an fand sich nur die nicht abgelöste dorsale Kante wie früher. Sie setzt sich auf den nunmehr schon deutlich entwickelten Schwanzdarm fort, schnürt sich aber späterhin auch hier ab, so dass bei einem 4,6 mm langen Embryo die ganze nunmehr stärker pigmentirte Hypochorda von der dorsalen Darmwand getrennt ist (Fig. 4). Ausgenommen ist nur das hinterste Ende, wo Chorda, Hypochorda, Schwanzdarm und Medullarrohr in eine gemeinschaftliche Masse übergehen. Von den Brücken sind nur mehr drei vorhanden, von denen die erste an die Grenze zwischen erstem und zweitem Myomer fällt, die zweite im Bereich des dritten, die dritte im Bereich des sechsten Myomers sitzt. Wir werden den gleichen Brücken noch in einer Reihe weiterer Stadien begegnen. Die Ablösung der Hypochorda wird offenbar beschleunigt durch das Auftreten der Aorta<sup>1</sup>, die in diesem Stadium zuerst deutlich sichtbar als ein unpaares, vereinzelte Blutkörperchen einschließendes Rohr in Erscheinung tritt. Sie liegt von nun an zwischen Hypochorda und dorsaler Darmwand und reicht nach vorn bis in die Gegend des fünften Myomers, dort wird sie undeutlich, während weiter cranial wieder eine deutliche — aber hier paarige, zu Seiten der Medianlinie gelegene — Aorta zu sehen ist. In diesem Stadium sind indessen noch weitere neue Ereignisse zu konstatiren. Als erstes ist das Auftreten eines kleinen Zellenhaufens, cranial vom ersten Myomer, zu verzeichnen, der nicht mit dem übrigen Hypochordalstrang zusammenhängt, aber durch seine Lage sowohl wie durch die Art seiner Zellen als Theil der Hypochorda angesprochen werden muss; dass derselbe aus der dorsalen Darmwand stammt, geht aus der Betrachtung eines etwas jüngeren Embryo hervor; auch die gegen den Darm zugespitzte Form des Zellenhaufens im vorliegenden Stadium spricht für eine eben vollzogene Ablösung des Haufens von der dorsalen Darmwand. Ich vermuthe, dass dieses Stückchen der von

<sup>1</sup> Dass die Entwicklung der Aorta nicht das ursächliche Moment der Hypochordaablösung ist, geht aus der Thatsache hervor, dass die Ablösung schon vor dem ersten Erscheinen der Aorta beginnt.

BALFOUR (1, Taf. XIV Fig. 4 *ax*) bei *Pristiurus* beschriebenen Kopfhypochorda entspricht, welche sich dort auch erst später als die Rumpfhypochorda entwickelt. Als zweites ist eine kleine cranialwärts wachsende Verlängerung der Rumpfhypochorda zu konstatieren. Wichtiger ist ein drittes: das Auftreten eines Lumens in dem bisher soliden<sup>1</sup> Hypochordalstrang. Dasselbe erstreckt sich nicht durch die ganze Länge des Stranges, ist nicht kontinuierlich; Strecken hohler Hypochorda wechseln ab mit Strecken, wo die Hypochorda solid ist, bald sind die Höhlungen lang und breit, bald kürzer und nur durch einen minimalen Spalt angedeutet. Eine segmentale Anordnung der Höhlungen ist nicht mit Sicherheit festzustellen. Ich habe dieselben in Fig. 4 eingetragen. Dass es sich nicht etwa um zufällige intercelluläre Spalten handelt, möge die Fig. 11 lehren. Durch das Erscheinen eines wirklichen Lumens gewinnen die in früheren Stadien (pag. 128) beschriebenen kleinen Spalten ein besonderes Interesse und rechtfertigen die Vermuthung, dass die Hypochorda ursprünglich durch mehrfache Ausstülpungen der dorsalen Darmwand gebildet wurde. Mehrfach, denn die in ihrer Lage ziemlich konstanten Verbindungen zwischen Darmwand und Hypochorda deuten darauf hin, noch mehr aber ein Verhalten, das in einem etwas älteren Stadium von 6 mm Länge mit ca. 23 Myomeren klar vorliegt und bezüglich dessen ich zunächst auf die Fig. 12 verweise. Man erblickt dort auf einem Querschnitt zwei stark pigmentirte, hypochordale Bildungen, die dorsale (»Hypochorda A«) ist ein dorsoventral komprimierter, solider Strang, die ventrale (»Hypochorda B«) ist ein cylindrisches Rohr. Die Musterung der Serie ergiebt, dass Strang A die caudale Fortsetzung der im zweiten Segment gelegenen Brücke ist, während Rohr B sich als die Fortsetzung der zweiten im dritten Segment befindlichen Brücke entpuppt. Beide Bildungen sind eine Strecke weit scharf von einander getrennt, weiter caudalwärts aber fließen sie zu einem einheitlichen Körper zusammen. Dasselbe Verhalten ist, wenn auch weniger deutlich, an der dritten im sechsten Segment gelegenen Brücke zu konstatieren (vgl. Fig. 5 und Fig. 6) und findet sich nicht nur in diesem Stadium, sondern in Andeutungen schon in jüngeren und nächstälteren Stadien. Nach all Dem ist die Annahme doch wohl gestattet, dass die Hypochorda ursprünglich kein einheitlicher Körper ist, sondern durch die Vereinigung wahrscheinlich

<sup>1</sup> Spuren von Höhlungen sind schon in früheren Stadien angedeutet, vgl. z. B. Fig. 10.

segmentaler Ausstülpungen der dorsalen Darmwand zu Stande kommt, also in einer Weise ähnlich der, wie sie für die Bildung des Vornierenganges in Anspruch genommen wird. Im Übrigen zeigt dieses



Hypothetische Darstellung der Entwicklung der Hypochorda.

Stadium noch Folgendes: Eine Kopfhypochorda fehlt noch. Die Aorta erstreckt sich jetzt als unpaares Rohr cranialwärts bis zum vierten Segment, dort theilt sie sich in einen rechten und linken Ast. Im Bereich des sechsten Segmentes bildet sie eine Insel, die durch die Gegenwart der dritten Hypochordabrücke bedingt ist (Fig. 5 und 6). Diese letztere ist im Begriff, sich von der dorsalen Darmwand abzulösen, ein Process, der bei 8,7 mm langen Larven vollendet ist (Fig. 7); hier ist nur ein kleiner, gegen die Aorta vorspringender Zapfen als Rest dieser Brücke vorhanden. Zweite und dritte Hypochordabrücke sind noch erhalten. Von ersterer erstreckt sich ein kurzer Fortsatz cranialwärts, so dass ein Verhalten gleich dem der Fig. 4 vorliegt. Cranialwärts von diesem Fortsatz liegt ein isolirtes Hypochordastück ( $x$ ), das ich nicht etwa für ein Stück der Kopfhypochorda, sondern für ein von dem genannten Fortsatz abgeschnürtes Stück halte. Der weitere Verlauf rechtfertigt diese Anschauung; auch liegt das Stück im Bereich des ersten Myomers. Noch weiter cranialwärts befindet sich, der dorsalen Darmwand noch dicht aufliegend, ein kleiner Zellenhaufen, das ist die Kopfhypochorda. Die Aortentheilungsstelle (oder besser die Vereinigungsstelle der rechten und linken Aorta) ist noch weiter cranialwärts gerückt und liegt jetzt zwischen erster und zweiter Hypochordabrücke, letztere wird von einer Inselbildung der Aorta umfasst, gerade so, wie wir das früher bei der dritten Brücke gesehen hatten. Bald darauf, bei einer 9,4 mm langen Larve, geben auch erste und zweite Brücke ihren Zusammenhang mit der dorsalen Darmwand auf (Fig. 8). Der craniale Fortsatz der Rumpfhypochorda hat sich abgeschnürt ( $\times\times$ ).



Das schon im vorhergehenden Stadium abgeschnürte Stück (x) ist in zwei kleinere Stücke zerfallen (vgl. Fig. 7 und Fig. 8).

Die von der dorsalen Darmwand abgeschnürten Verbindungsbrücken sind schon von GOETTE gesehen, aber in ganz anderer Weise gedeutet worden. In seiner ersten diesbezüglichen Mittheilung (2, pag. 116) sagt GOETTE, dass die Hypochorda durch ins Aortenlumen hineinragende Fortsätze Blutkörperchen erzeuge, später (3, pag. 775) modificirt GOETTE diese Angabe, indem er diese »Auswüchse« »scheinbar alle in die Aortenlichtung vordringen und, zum Theil dieselbe durchsetzend, das darunterliegende Bindegewebe erreichen« lässt. An Querdurchschnitten fand GOETTE eine häufige Bestätigung dieses Befundes, in so weit die Aorta von den Auswüchsen nur eingedrückt, nicht durchsetzt wurde. Von einer Rolle dieser Auswüchse als Blutkörperchenquellen ist in dieser zweiten Mittheilung keine Rede mehr. Weiter hat GOETTE diese Sache nicht verfolgt, sonst würde ihm gewiss nicht entgangen sein, dass es sich nicht um Auswüchse der Hypochorda handelt, dass nicht Neubildungen, sondern Rückbildungen vorliegen.

Von einem Durchsetzen der Aortenwand ist in der That auch keine Rede, die Brückenreste stellen nur der Außenwand der Aorta anliegende Zapfen dar (Fig. 13). Wer nicht die zusammenhängende Entwicklungsreihe verfolgt hat, kann beim Anblick eines solchen Bildes leicht zu dem Glauben veranlasst werden, dass hier von der Hypochorda ein Zapfen gegen die Aorta gewachsen und diese von oben her eingedrückt habe. In Wirklichkeit verhält es sich gerade umgekehrt; sobald die Brücke von der dorsalen Darmwand losgelöst ist, geht auch die Inselbildung der Aorta verloren, denn diese wurde ja nun durch die Brücke bedingt; die beiden Aortenhälften berühren sich dann in der Medianlinie, verschmelzen dort, das Septum verschwindet und wir haben so ein einfaches, nicht mehr ein doppeltes Aortenlumen. Der zapfenförmige Brückenrest wird weiterhin allmählich immer kürzer, die Einbuchtung der Aorta wird demgemäß geringer und verschwindet bei gänzlicher Rückbildung des Brückenrestes schließlich vollkommen. Von einer Beteiligung der Hypochordabrücken an der Bildung der Blutkörperchen kann keine Rede sein, ich habe nie etwas gesehen, was eine solche Annahme stützen könnte; GOETTE hat ja diese Hypothese, wie es scheint, selbst wieder aufgegeben.

Der Höhepunkt der Hypochordaentwicklung war mit dem Auftreten deutlicher Lumina erreicht, mit der Ablösung der letzten Brücken



von der Darmwand beginnt die Rückbildung der Hypochorda. Der cylindrische Strang wird in dorsoventraler Richtung abgeplattet, die Lumina verschwinden, die Zellen strecken sich in die Länge und wandeln sich zu stark abgeplatteten Elementen um, die auf Querschnitten kaum in die Augen fallen (Fig. 14). Solche Querschnitte geben indessen nur eine schlechte Vorstellung von der Form der Hypochordazellen, die am besten in Flächenansichten (an Horizontalschnitten von Froschlärven) erkannt wird. Die Zellen haben sich stark verändert, ihre Kerne färben sich nur wenig, statt des feinkörnigen Pigments, welches das Protoplasma füllte und um die Dotterplättchen oft zierliche Kreise bildete, erhalten die Zellen jetzt größere und kleine Schollen eines tief dunklen Pigments und sind von vielen Vacuolen durchsetzt. Ich betrachte dieselben als Zeichen des bevorstehenden Untergangs. Einzelne Pigmentklümpchen, die in der Nachbarschaft der veränderten Hypochordazellen liegen, sind vielleicht Reste schon zerfallener Zellen<sup>1</sup>. In Fig. 15 habe ich Flächenbilder von Hypochordaelementen aus verschiedenen Stadien einander gegenübergestellt. In *A* Hypochordazellen zur Zeit der höchsten Entwicklung, in *B* solche in Rückbildung, dass letztere nicht voluminöser, sondern nur stärker abgeplattet sind, lehrt ein Vergleich der Querschnitte (Fig. 12 und Fig. 14). Bei ca. 13 mm langen Froschlärven ist die Hypochorda gar nicht mehr kontinuierlich, sie ist auf Strecken von 0,1—0,5 mm Länge unterbrochen. Die Zellen sind verschwunden, wahrscheinlich zu Grunde gegangen, doch ist es nicht unmöglich, dass sie sich auch von ihrem Platze entfernt haben. Ich finde wenigstens bei ca. 12 mm langen Larven vorn in der Gegend des Glomerulus den vacuolisirten Hypochordazellen ganz gleiche Elemente längs der Wand der beiden Aorten gelagert. Eine Verwechslung mit anderen Pigmentzellen scheint mir ausgeschlossen, da die großen Vacuolen hinreichend Unterscheidungsmerkmale abgeben. Ich glaube nicht, dass dieser Platzwechsel ein aktiver ist, die ganze Lebensgeschichte der Hypochordazellen spricht dagegen, viel wahrscheinlicher ist, dass die Zellen durch Wachstumsverschiebungen der Aorta mitgerissen worden sind.

Eine Betheiligung der Hypochordaelemente am Aufbau anderer Organe, etwa der Milz, halte ich für ganz ausgeschlossen, ich habe

---

<sup>1</sup> Es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die scheinbaren Reste Anschnitte von Zellen sind. Ich vermag nicht mit Sicherheit darüber zu entscheiden.

nichts gefunden, was eine derartige Annahme irgendwie unterstützen konnte.

**Zusammenfassung.** Die Hypochorda von *Rana temporaria* entsteht aus dem Entoderm, und zwar als eine pigmentirte Leiste der dorsalen Darmwand. Man unterscheidet eine Kopfhypochorda und eine Rumpfhypochorda. Erstere entsteht später als die Rumpfhypochorda und ist ein unscheinbarer, vor dem ersten Myomer gelegener länglich ovaler Körper, der nicht mit der Rumpfhypochorda zusammenhängt und bald wieder verschwindet. Die Rumpfhypochorda schnürt sich, vom Kopf zum Schwanz vorschreitend, von der Darmwand allmählich ab, jedoch so, dass Anfangs noch eine Anzahl von Verbindungsbrücken mit der Darmwand bestehen bleibt. Die anfänglich segmentale Anordnung dieser Brücken wird späterhin etwas undeutlicher. In der Rumpfhypochorda treten nun Hohlräume auf, die an einzelnen Stellen derart angeordnet sind, dass die Hypochorda aus caudalwärts umgebogenen (segmentalen?) Schläuchen zusammengesetzt scheint. Damit ist der Höhepunkt der Entwicklung erreicht, die Verbindungsbrücken, von denen sich die cranialst gelegenen am längsten erhalten, schnüren sich von der Darmwand ab, so dass nun keinerlei Zusammenhang zwischen dieser und Hypochorda besteht. Unter Abplattung und Auseinanderweichen ihrer Elemente bildet sich die Hypochorda völlig zurück. Eine Betheiligung der Hypochordaelemente am Aufbau anderer Organe, etwa der Milz oder der Lymphgefäße, ist durchaus nicht nachweisbar.

## II. Die Entwicklung des dorsalen Pankreas.

Die bisherigen Untersucher der Pankreasentwicklung der Anuren, GOETTE (8) und GOEPPERT (5), beginnen mit der Schilderung schon vorgeschrittener Zustände, in denen die Differenzirung des Pankreasgewebes schon deutlich zu erkennen war. Es mochte wohl auch gar nicht im Interesse der beiden Forscher, denen der Nachweis der drei Anlagen die Hauptsache war, liegen, auf die frühesten Stadien zurückzugreifen. In den ersten Anfängen bei Froschembryonen von 3,5 mm Länge findet sich gegenüber der Mündung des primitiven Leberganges, ein wenig caudalwärts von dieser, eine deutliche mediane Verdickung (kein Divertikel) der dorsalen Darmwand, die, wenn wir eine Querschnittserie weiter durchmustern, rasch sich

caudalwärts abflacht. Das ist die erste Anlage des vorderen dorsalen Pankreas, welche noch mit den Hypochordabrücken in Zusammenhang steht (vgl. auch Fig. 3). Noch weiter caudalwärts wird die dorsale Darmwand wieder viel dicker; da jedoch die Abschnürung der Hypochorda noch nicht erfolgt ist, lässt sich nicht sofort entscheiden, in wie weit diese zweite Verdickung von der Hypochordabildung unabhängig ist. Viel klarer gestalten sich die Verhältnisse bei etwas älteren (6 mm) Stadien. Das vordere dorsale Pankreas erscheint jetzt auf dem Querschnitt als ein starker solider Knopf, dessen Spitze von dicht gedrängten kleinen Zellen — das Zeichen reger Neubildung<sup>1</sup> — hergestellt wird (Fig. 16). Weiter hinten ist die dorsale Darmwand wieder dünn und wird nur von einer einfachen Zellenlage hergestellt (Fig. 17), ca. 1 mm hinter dem vorderen dorsalen Pankreas aber beginnt eine neue Verdickung (Fig. 18) aufzutreten, die ebenfalls als ein starker Knopf dorsalwärts vorspringt. Sie steht in keinerlei Beziehung zur Hypochorda, die schon abgeschnürt zwischen Chorda und Aorta liegt. Die Anlage des »hinteren dorsalen Pankreas« scheint damit gefunden. Jedoch bestehen etwelche Unterschiede zwischen ihr und dem vorderen dorsalen Pankreas. Ihre Zellen sind größer und unterscheiden sich durchaus nicht von den gewöhnlichen Entodermzellen der dorsalen Darmwand. Die weitere Verfolgung der Schnittserie nach hinten ergibt, dass die Verdickung der Anfang des Schwanzdarmes ist, der in schräg dorsalwärts nach hinten gerichtetem Verlaufe dem hinteren Chordaende zustrebt. Wie bekannt rückt der Schwanzdarm im Verlaufe der Entwicklung allmählich an der dorsalen Darmwand herauf. Man kann diesen Process sehr gut an meinen Fig. 2, 3, 4 und 5 verfolgen. Ganz hohl ist er bei *Rana temporaria* zu keiner Zeit, nur an seiner Mündungsstelle erstreckt sich vom allgemeinen Darmlumen ein kleines Divertikel in ihn (Fig. 2 und 3), das aber bald verschwindet.

Caudal von der Schwanzdarmwurzel, dicht hinter ihr, wird die dorsale Darmwand ganz dünn und wird dort nur von einer einzigen Lage niedriger Entodermzellen gebildet; dort münden seitlich die WOLFF'schen Gänge (Fig. 9).

<sup>1</sup> Mitosen sind in den frühen Stadien bei *Rana temporaria* nur wenig und wenn, dann undeutlich zu sehen; die Menge der Dotterplättchen, sowie die Größe der Zellen, die durch das Mikrotom meist in mehrere Schnitte zerlegt sind, ist Schuld daran.

Der Schwanzdarm hat bei 6 mm langen Larven den Höhepunkt seiner Ausdehnung erreicht, von da ab ist er schon in voller Rückbildung begriffen. Der vorher kompakte, gut umschriebene Zellenstrang reißt entzwei, seine Zellen treten aus dem festen Zusammenschluss und lassen sich nun nicht mehr von den Elementen der Umgebung unterscheiden, die weitaus zum größten Theil mesenchymatöser Abkunft sind<sup>1</sup>.

Das ist der Fall bei ca. 8 mm langen Larven, deren Schwanzdarm in der ganzen Länge der Rückbildung anheimgefallen ist; erhalten sind nur mehr einzelne, 0,1—0,5 mm lange, ca. 0,3 mm hohe und eben so breite Streifen, die dicht hinter der Mündung der WOLFF'schen Gänge liegen (Fig. 9), und der vorderste in die dorsale Darmwand flach auslaufende Theil der Schwanzdarmwurzel. Dieser stellt auf Querschnitten immer noch eine stattliche Verdickung der dorsalen Darmwand dar. Wer diesen Abschnitt in diesem Stadium allein zu Gesicht bekommt, könnte leicht zu dem Glauben verleitet werden, dass hier eine Neubildung vorliege; das Vorkommen von

---

<sup>1</sup> Auf diesen Punkt möchte ich noch etwas näher eingehen, damit man nicht etwa den Schluss ziehe, dass hier eine neue Quelle des Mesenchyms aus dem Entoderm vorliege. Ich bin nicht sicher, ob sich nicht einmal ein muthiger Beobachter finden wird, der behauptet, dass hier Bindegewebszellen aus Entodermzellen hervorgehen, aber ich bin sicher, dass ihm ein klarer Beweis unmöglich sein wird; *Rana temporaria* giebt eben zur Entscheidung solcher Fragen keine brauchbaren Bilder. Schon in frühen Stadien, bei 3,5 mm langen Embryonen, befinden sich in dem spitzen Winkel, in welchem Schwanzdarm und dorsale Darmwand zusammenstoßen, Zellen, die freien Entodermzellen durchaus gleichen; es sind offenbar Elemente, die sich bei der von hinten nach vorn stattfindenden Abschnürung des Schwanzdarmes aus dem Verbande gelöst haben. Daneben bestehen wieder andere Zellen, die man eher für Mesenchymzellen halten möchte. Soll man nun aus dem »Nebeneinander« ein »Auseinander« schließen? Ich finde keinen rechten Grund dafür, denn dass alle dort befindlichen Mesenchymzellen von dem aufgelösten Schwanzdarm herkommen, ist absolut nicht zu erweisen. Bei älteren Larven von 6,2—8,2 mm Länge, deren Schwanzdarm in Rückbildung begriffen ist, ist es vollends unmöglich, mit Sicherheit zu entscheiden. Da bestehen noch Reste des Schwanzdarmes in Form länglich ovaler, gut gegen die Nachbarschaft abgegrenzter Zellgruppen. Sie sind unverkennbar. Gleich caudal davon fehlen solche Gruppen vollkommen. Größere und kleinere rundlich-eckige Zellen liegen dort zerstreut, ihre Abkunft ist nicht mit Sicherheit festzustellen. Es geht nicht an, jede größere Zelle für eine frühere Entodermzelle zu erklären. Denn auch an Querschnitten, wo der Schwanzdarm noch erhalten ist, liegen solche Zellen (Fig. 19); demjenigen aber, der dann solche Elemente als »gewanderte« zu bezeichnen geneigt wäre, möchte ich doch zu bedenken geben, dass Zellen, deren ganzer Leib voll Dotterplättchen steckt, schlechte Wanderer sein werden.



Mitosen noch in diesem Stadium könnte eine solche Auffassung nur unterstützen. Allein dem ist nicht so. Auch diese Verdickung bildet sich zurück; sie ist bei 9,4 mm langen Larven schon spurlos verschwunden, ohne einem neuen Gebilde den Ursprung gegeben zu haben. Der Schwanzdarm liefert für ein hinteres dorsales Pankreas keine Grundlage, aber auch nicht für die Milz, die viel weiter cranialwärts in der Umgebung der Arteria mesenterica entsteht, und eben so wenig für ein Lymphgefäß, wie GOETTE für Bombinator angiebt (7, pag. 115 und 8, pag. 774). Bei *Rana* ist von einem Sichabplatten der peripherischen Schwanzdarmelemente und von einer Umwandlung der centralen Zellen zu Lymphzellen sicher keine Rede, und ich glaube auch, dass GOETTE sich auch bei Bombinator getäuscht hat; man sieht nämlich an Sagittalschnitten die diffuse Zellenmasse des Mesenchyms und der Schwanzdarmreste in einem Zuge liegen, der oben und unten von einer platten Epithelschicht begrenzt zu sein scheint: das vermeintliche Lymphgefäß; aber die genauere Untersuchung ergibt, dass von den platten Zellenlagen die dorsale der Aorta, die ventrale der Schwanzvene angehört. Querschnitte beseitigen schließlich den Irrthum vollkommen.

Aus den Untersuchungen an *Rana* ergibt sich somit keine Bestätigung der Lehre v. KUPFFER's von zwei dorsalen Pankreasanlagen, aber es ergibt sich eine neue Grundlage, auf der die Diskussion der Befunde v. KUPFFER's möglich ist, denn bis jetzt war man auf eine einfache Gegenüberstellung der sich so sehr widersprechenden Angaben angewiesen.

Am nächsten liegt wohl die Vermuthung, dass die vermeintliche hintere dorsale Pankreasanlage nichts Anderes als die Schwanzdarmwurzel ist, und in der That, Vieles würde für eine solche Deutung sprechen: das frühzeitige Auftreten, die Lage des fraglichen Körpers, die Abschnürung desselben, die Lösung von Zellen aus dem epithelialen Verbande, die »Splenisirung« und das Fehlen eines Schwanzdarmes in den Abbildungen v. KUPFFER's. Allein eine genauere Prüfung ergibt doch, dass ein solcher Vergleich nicht ohne Weiteres durchzuführen ist. Als schwerwiegendes Hindernis muss der Umstand bezeichnet werden, dass aus der hinteren dorsalen Pankreasanlage bei Sturio verästelte epitheliale Schläuche hervorgehen. Der Beweis hierfür ist allerdings kein erschöpfender. v. KUPFFER giebt an, dass am 4. Tage nach dem Auschlüpfen die rechte Hälfte des hinteren dorsalen Pankreas sich zu einer kompakten tubulösen Drüse ausgebildet hat, deren stärkstes Wachsthum cranialwärts erfolgt.

Unterdessen ist auch aus dem vorderen dorsalen Pankreas ein kompakter Drüsenkörper entstanden, der sich mit dem rechten ventralen Pankreas sowie mit dem Fortsatz der hinteren Anlage vereinigt. Am 6. Tage sind diese Kommunikationen schon hergestellt. Es fragt sich, giebt es ein Stadium, in welchem vordere und hintere Pankreasanlage sich schon zu Drüsenschläuchen ausgebildet haben und einander noch nicht berühren? Ich vermag das nicht mit Sicherheit weder aus dem Texte, noch aus den leider schematisch gehaltenen Abbildungen zu entnehmen. Der Beweis kann geliefert werden durch naturgetreue Abbildung dreier Querschnitte, von denen der erste, craniale, den vorderen dorsalen Pankreasdrüsenkörper trifft, der zweite, mittlere, keinerlei Pankreastheile enthalten darf, während der dritte, caudale, wiederum Drüsenschläuche des Pankreas zeigen muss. So lange dieser Nachweis nicht erbracht ist, so lange lässt sich auch nichts gegen eine andere Deutung des in Fig. VI (11) abgebildeten Sturio-pankreas einwenden, das nämlich recht gut auch in der Weise entstanden sein könnte, dass die vorderen Pankreasanlagen den Mitteldarm entlang caudalwärts gewachsen sind bis zur Schwanzdarmwurzel, also ähnlich wie bei Teleostiern (vgl. LAGUESSE 13, 14), und so auf Querschnitten der Schwanzdarmwurzel, dieser anliegend, getroffen werden.

Ich kann also die vierfache Anlage des Pankreas bei Sturio noch nicht als voll bewiesen anerkennen.

Zürich, den 1. März 1895.

## Litteraturverzeichnis.

- 1) BALFOUR, A monograph on the development of elasmobranch fishes. London 1878.
- 2) — Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übers. von VETTER. 1881.
- 3) FELIX, Zur Leber- und Pankreasentwicklung. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1892.
- 4) GOEPPERT, Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.
- 5) — Die Entwicklung des Pankreas der Teleostier. Ibid. Bd. XX. 1893.
- 6) GOETTE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanales im Hühnchen. Tübingen 1867.

- 7) GOETTE, Untersuchungen über die Entwicklung des Bombinator igneus. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. V. 1869.
- 8) — Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- 9) HAMBURGER, Zur Entwicklung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anatomischer Anzeiger. Jahrg. VII. pag. 707.
- 10) KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879. pag. 897.
- 11) v. KUPFFER, Über die Entwicklung von Milz und Pankreas. Münchener medic. Abhandlungen. 36. Heft. VII. Reihe. 4. Heft. München 1892.
- 12) — Über das Pankreas bei Ammonoetes. Ibid. 44. Heft. VII. Reihe. 5. Heft. 1893.
- 13) LAGUESSE, Développement du pancréas chez les poissons osseux. Comptes rendus hebdomadaires de la société de biologie. 1889.
- 14) — Développement du pancréas chez les poissons osseux. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Année 30. 1894.
- 15) — Développement du pancréas chez les selaciens. Bibliographie anatomique. Paris-Nancy. No. 3. 1894. pag. 101.
- 16) LEYDIG, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. 1852 (citirt nach Nr. 23).
- 17) PHISALIX, Étude d'un embryon humain de 10 millimètres. Archives de Zoologie expérimentale et générale. Ser. 2. T. VI. 1888. pag. 318.
- 18) RABL, Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. XV. 1889.
- 19) REICHERT, Entwicklungsleben im Thierreich. Berlin 1840.
- 20) SAINT REMY, Sur le développement du pancréas chez les Ophidiens. Comptes rendus de l'académie des sciences. T. CXVII. pag. 405. 1893.
- 21) — Recherches sur le développement du pancréas chez les reptiles. Journal de l'anat. et de la physiol. 1893. pag. 730.
- 22) — Recherches sur le développement du pancréas chez les oiseaux. Revue biologique du Nord de la France. pag. 449. 1893.
- 23) SEMPER, Die Stammesverwandschaft der Wirbelthiere und der Wirbellosen. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg. Bd. II. Separ. Würzburg 1875.
- 4) — Das Urogenitalsystem der Plagiostomen. Ibid.
- 25) STÖHR, Die Entwicklung von Leber und Pankreas der Forelle. Anatom. Anzeiger. Jahrg. 8. pag. 205. 1893.
- 26) STOSS, Untersuchung über die Entwicklung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafsembryonen. Dissertation. Leipzig 1892.
- 27) ZIMMERMANN, Rekonstruktionen eines menschlichen Embryo. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. Berlin 1889. pag. 139.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VIII—XII.

Die Figuren 1—5, 7—9 sind halbschematische Abbildungen, welche durch Zeichnung von Medianschnitten in 50facher Vergrößerung auf »Millimeterpapier« entworfen und nach Querschnittserien genau kontrollirt worden sind. Die numerirten Myomeren sind nach seitlich von der Medianebene befindlichen Schnitten mit dem Zeichenapparat eingetragen.

Entoderm hellgrün, Hypochorda dunkelgrün.

- Fig. 1. Medianschnitt durch einen 3,2 mm langen Froschembryo (Text pag. 128).  
Fig. 2. Medianschnitt durch einen 3,5 mm langen Froschembryo (Text pag. 129).  
Fig. 3. Medianschnitt durch einen 3,6 mm langen Froschembryo (Text pag. 129).  
Fig. 4. Medianschnitt durch einen 4,6 mm langen Froschembryo (Text pag. 130).  
Fig. 5. Medianschnitt durch einen 6 mm langen Froschembryo (Text pag. 131).  
Die Lumina der Hypochorda sind nicht eingezeichnet.  
Fig. 6. Stück desselben Medianschnittes, 100fach vergrößert. Die Linie *a—b* deutet die Schnittrichtung des auf Taf. XI Fig. 12 abgebildeten Durchschnit-tes an.  
Fig. 7. Craniale Hälfte eines Medianschnittes durch eine 8,7 mm lange Frosch-larve (Text pag. 132).  
Fig. 8. Craniale Hälfte eines Medianschnittes durch eine 9,4 mm lange Frosch-larve (Text pag. 133).  
Fig. 9. Medianschnitt durch die Anusregion einer 8,2 mm langen Froschlarve (Text pag. 137).

Die Figuren 10—19 sind mit dem Zeichenapparat möglichst naturgetrenn angefertigte Abbildungen.

- Fig. 10. Querschnitt eines 3,5 mm langen Froschembryo in der Ebene des drit-ten Myomers. 260/1 (Text pag. 129).  
Fig. 11. Querschnitt eines 4,6 mm langen Froschembryo in der Ebene des neun-ten Myomers. 260/1 (Text pag. 131).  
Fig. 12. Querschnitt eines 6 mm langen Froschembryo in der Ebene des dritten Myomers. 260/1 (Text pag. 131).  
Fig. 13. Querschnitt einer 9,4 mm langen Froschlarve in der Ebene des dritten Myomers. 260/1 (Text pag. 133).  
Fig. 14. Querschnitt einer ca. 13,5 mm langen Froschlarve, kurz vor der Anal-öffnung. 260/1 (Text pag. 134).  
Fig. 15. Hypochordazellen aus Horizontalschnitten. *A* einer 6 mm langen, *B* einer ca. 12 mm langen Froschlarve. 600/1 (Text pag. 134).  
Fig. 16. Querschnitt einer 6 mm langen Froschlarve in der Ebene des fünften Myomers. 150/1.  
Fig. 17. Querschnitt derselben Larve in der Ebene des achten Myomers. 150/1.  
Fig. 18. Querschnitt derselben Larve in der Ebene des 13. Myomers. 150/1 (Text pag. 136).  
Fig. 19. Querschnitt einer 6,1 mm langen Froschlarve, 0,2 mm vor der Anus-öffnung. 260/1.



# Über Kernveränderungen im Ektoderm der Appendicularien bei der Gehäusebildung.

Von **Professor Dr. H. Klaatsch** in Heidelberg.

Mit 3 Figuren im Text.

Zu der bekannten Thatsache, dass die Kerne in *secernirenden* Elementen eigenthümliche Gestaltveränderungen eingehen können, möchte ich im Folgenden einen kleinen Beitrag liefern und die Aufmerksamkeit auf eine Thiergruppe und auf ein Objekt lenken, an welchen, so weit ich es in Erfahrung bringen konnte, die für die Beurtheilung der Lebenserscheinungen der Zelle wichtige Betheiligung des Kernes am Sekretionsprocess bisher nicht beachtet worden ist.

Es liegt mir fern, hier auf die berührte Frage als solche näher einzugehen; ich verweise daher auf die ausführliche Arbeit von KORSCHOLT<sup>1</sup>, in welcher die bisher bekannt gewordenen Beispiele einer Kernveränderung, bestehend in Fortsatzbildung und Verzweigung, zusammengestellt sind. Hauptsächlich ist es die Gruppe der Arthropoden, welche für die Beobachtung der Erscheinung die klassischen Objekte geliefert hat.

In meinem Falle handelt es sich um Tunicaten, und zwar um einen Vertreter der Appendicularien, *Oikopleura cophocerca*, an welchem ich sowohl an lebenden, wie auch an konservirten Objekten eine Veränderung der Kerne bei der Bildung des »Gehäuses« dieser Thiere beobachtete.

Der Process, um den es sich hierbei handelt, ist von FOL<sup>2</sup>, in seiner ausgezeichneten Appendicularien-Monographie in sehr genauer Weise dargestellt worden, nur ist derselbe nicht auf das Verhalten der Kerne aufmerksam geworden.

FOL<sup>2</sup> hat gezeigt, dass das sogenannte Gehäuse der Appendicularien ein Abscheidungsprodukt des Ektoderms dieser Thiere darstellt und hat speciell für *Oikopleura cophocerca* die verschiedene Betheiligung der Integumentalregionen an der Gehäusebildung dargethan. Auf seiner Taf. I Fig. 4 hat er ein Flächenbild der Dorsalseite genannter Thierform dargestellt, worauf deutlich die ovalen, unweit der Mundöffnung streng symmetrisch gelagerten, aus wenigen (6 nach FOL, nach meinen Beobachtungen etwas zahlreicher vorhandenen) bedeutend vergrößerten Elementen gebildeten Flächen sichtbar sind. Diese Partien nehmen einen hervorragenden Antheil an der Gehäusebildung. Auf Fig. 1 habe ich einen Querschnitt der *Oikopleura* im Bereich dieser Zellhaufen dargestellt. Im Inneren des Körpers erkennt man das ventral gelagerte Endostyl und den Umriss des Darmkanals, sowie das dorsal gelagerte Hirnganglion. Während die Zellen des Ektoderms auf der Ventralseite kleine kubische bis cylindrische Elemente darstellen, werden sie an den bezeichneten Partien zu sehr hohen und mächtigen Gebilden. Sie funktionieren hauptsächlich als Oikoblasten, wie wir das nennen können; aber auch die benachbarten Theile der Haut nehmen daran Theil. Besonders ist ein kleiner ovaler unpaarer, in der dorsalen Medianlinie gelegener Fleck bemerkenswerth, den FOL in seiner zu den erwähnten Partien caudalen Lagerung richtig dargestellt hat. Die Abbildung FOL's finde ich in allen Einzelheiten durch meine Beobachtungen an lebenden Thieren und an konservirten Objekten<sup>3</sup> bestätigt.

<sup>1</sup> E. KORSCHOLT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. II. Abschnitt. Untersuchungen über die Kerne *secernirender* Zellen. pag. 62. Zoologische Jahrbücher. Bd. IV. 1891.

<sup>2</sup> H. FOL, Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. de Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève. T. XXI. 2<sup>me</sup> partie. 1872.

<sup>3</sup> Sehr gute Übersichtsbilder dieser Verhältnisse erhält man an Objekten, die ohne vorhergehende Färbung nach Aufhellung in Kanadabalsam eingelegt werden. Auf diese Weise erhält man auch von anderen kleinen marinen Formen sehr schöne Demonstrationsobjekte, die einigermaßen den Eindruck der frischen wiedergeben.

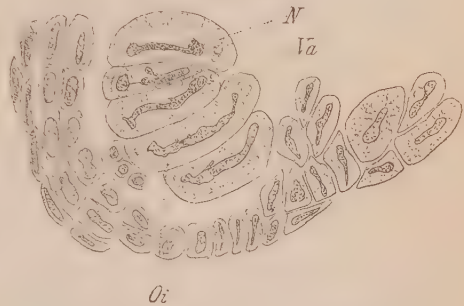
Diese Bemerkungen sind notwendig, um die beigelegten Abbildungen verständlich zu machen, besonders auch Fig. 2, welche einen seitlich gelegenen Sagittalschnitt einer Oikopleura darstellt, durch den der Oikoblasten-Haufen der einen Seite flach angeschnitten worden ist, so dass fünf Zellen desselben sichtbar sind, die sich durch ihre Größe auszeichnen.

An den Theilen, die an der Gehäusebildung gar nicht, oder in nur untergeordnetem Maße theilhaft sind, findet man in den Zellen rundliche, relativ große Kerne. Ihr Chromatin färbt sich nicht sehr intensiv. In den ver-

Fig. 1.



Fig. 2.



Theil eines Sagittalschnittes vom vorderen Theil von Oikopleura cophocerca. Bezeichnungen wie Fig. 1. Va Vacuolen. Vergr. ca. 200/1

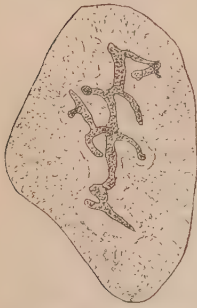
Querschnitt des vorderen Theiles von Oikopleura cophocerca. Oi Zone der vergrößerten Ektodermzellen (Oikoblasten). N Kerne. G Gehirnganglion. E Endostyl. M Theile des abgeschiedenen Gehäuses. Vergr. ca. 200/1.

schiedensten Abstufungen begegnen uns dann Kerne, welche eine unregelmäßige Gestalt darbieten, sich in die Länge strecken oder Fortsatzbildungen zeigen. Dabei verändert sich die Beschaffenheit des Chromatins. Die Kerne werden stärker lichtbrechend und färben sich viel intensiver. Den höchsten Grad erreichen diese Veränderungen in der erwähnten Oikoblastenzone. Die Zellen verlängern sich in einer der Längsachse des Thieres entsprechenden Richtung und in gleichem Sinne dehnen sich die Kerne aus Fig. 2 oi. Auf dem Querschnitt bekommt man in Folge dessen nur ein unvollkommenes Bild dieser Verhältnisse. Hier sieht man unregelmäßige Kernformen und kann konstatiren, dass diese Verlängerung der Kerntheile auch in einer zur Oberfläche senkrechten Richtung vor sich geht. Man muss dieses Bild eben kombiniren mit dem des Sagittalschnittes. Letzterer zeigt uns die langgestreckte schmale Form der Kerne mit theilweisen Zerschnürungen und unregelmäßigen Fortsatzbildungen verbunden. Wo aber ein Kernstück scheinbar vom übrigen isolirt ist, konnte ich, so weit ich danach suchte, stets den Zusammenhang mit dem übrigen Kerntheil durch die Beobachtung mehrerer Schnitte nachweisen. Durch solche kombinatorische Betrachtung erkennt man, dass die Verzweigung eine sehr reiche ist und in verschiedenen Ebenen vor sich gehen kann. Fig. 3, welche ein solches Bild in einem extremen Falle darstellt, erinnert an die bei den Spinnrüsen der Insekten beobachteten Erscheinungen.

Was das Verhalten des Protoplasmas betrifft, so finde ich es aus einer feinkörnigen Masse gebildet, dessen festere Theile eine Art Netzwerk zu bilden scheinen. Die in den Maschen desselben angehäufte dünnere Materie bildet an vielen Stellen kuglige Ansammlungen, vacuolenähnliche Bildungen. Bei einigen derselben dachte ich Anfangs an die Möglichkeit, dass ein Centrosoma vorliegen

könnte, doch gelang mir der Nachweis eines solchen nicht. Um den Kern findet sich häufig eine mehr lockere Struktur des Protoplasmas, die Andeutung einer perinucleären Differenzierung. In dem Protoplasma dieser Zellen fand ich bei Exemplaren, die in Messina gefischt wurden, einen körnigen intensiv blauen

Fig. 3.



Ein einzelner Oikoblast, dessen verzweigte Kernform aus drei Schnitten kombiniert ist. Vergr. ca. 400/1.

Farbstoff, der bereits den ganzen Thieren eine im vorderen Theile besonders deutliche blaue Färbung verlieh. An den Neapler Exemplaren war mir Derartiges nicht begegnet.

Man könnte vielleicht versuchen, diese Kern-Veränderungen als Kunstprodukte, als Schrumpfungs-Erscheinungen aufzufassen; dieser Einwand ist aber ohne Weiteres dadurch widerlegt, dass ich die verzweigten Kerne an frisch in Seewasser untersuchten Thieren in derselben Weise antraf, wie an Exemplaren, die mit Chromosmiumessigsäure und solche, die mit Sublimat-Eisessig konservirt wurden.

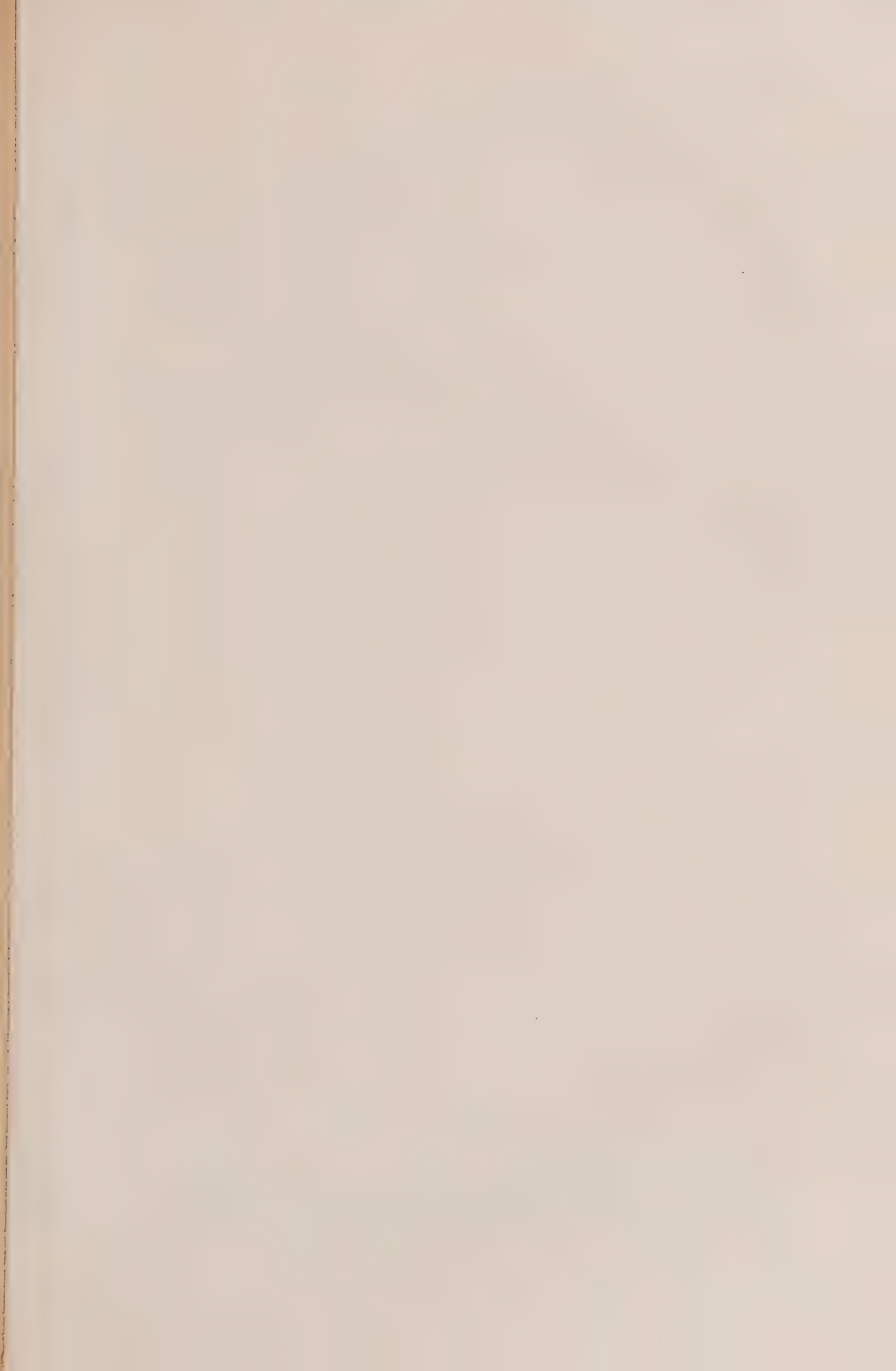
Die vorgelegten Thatsachen regen zu manchen Betrachtungen an, von denen ich hier nur einige kurz erwähnen möchte.

Bekanntlich ist schon öfter versucht worden, die Mantelbildung der übrigen Tunicaten mit der Gehäusebildung der Appendicularien zu verknüpfen und ich sehe keinen triftigen Grund, um einer solchen Auffassung zu begegnen. Die Mantelbildung als eine hoch complicirte und fixe Erscheinung muss ihre Vorstufen gehabt haben und da giebt die nur temporäre Bildung einer solchen Hülle bei Appendicularien einen guten Fingerzeig für die Phylogenese der anderen Bildung ab. Doch liegt es nicht in meiner Absicht, diese schwierige Frage hier zu erörtern, nur bezüglich der Kerne möchte ich sie berühren. Der Sekretionsprocess des Mantels in frühen Stadien bei jungen Ascidienlarven hat viel Ähnlichkeit mit der Gehäusebildung der Appendicularien. Auch hier liegt ein reiner Sekretionsprocess<sup>1</sup> des Ektoderms vor, der aber über den ganzen Körper gleichmäßig ausgedehnt ist. Warum nun, kann man fragen, treten hier nicht ähnliche Bilder an den Kernen auf? Ich habe nie dergleichen beobachtet. In dieser Hinsicht muss man sich erinnern, dass es sich bei den Appendicularien um ungeheuer intensive, in ganz kurzen Perioden stets aufs Neue sich abspielende Sekretionsprocesse handelt. Ich kann hierfür auf Fol's vorzügliche Darstellung verweisen, wonach ein solches im Verhältnis zum Thier ungeheuer großes Gehäuse in wenigen Stunden fertiggestellt wird, um abgeworfen und sofort wieder neugebildet zu werden. Ich erblicke also in den geschilderten Kernveränderungen den Ausdruck für die außerordentlich hohe und intensive sekretorische Leistung der Oikoblasten, die bei dem ruhigeren Gang der Ereignisse, wie wir sie bei Ascidienlarven finden, nicht mehr so deutlich in die Erscheinung tritt.

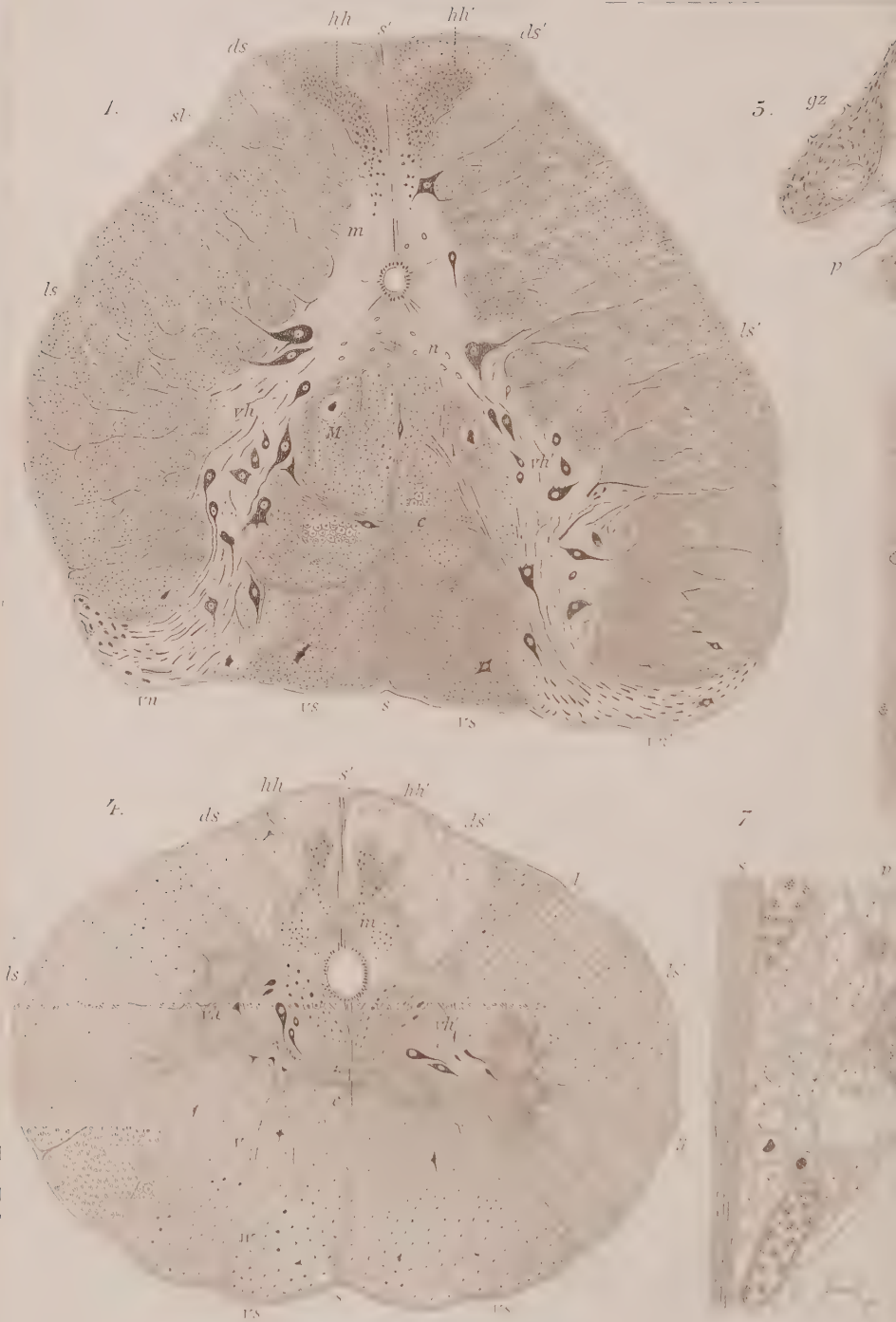
Die oikoblastische Funktion gewisser Ektodermzellen möchte ich als Ausgangspunkt nehmen für die Erklärung einiger kleiner Organe, die z. Th. durch Fol u. A. schon bekannt geworden sind. Durch lokale Entfaltung größerer Ektodermzellen sind jene am Mund außen sich findenden »Drüsen« entstanden, die man bei Oikopleura cophocerca antrifft; der erwähnte dorsale unpaare Oikoblasten-Fleck, liefert ein eigenthümliches stachelartiges Organ; auch jene »einzelligen Drüsen«, die jederseits zwei an Zahl am Schwanz der Fritillarien sich finden, und die ich als Gleichgewichtsorgane in Anspruch nehme<sup>2</sup>, dürften an die geschilderten Verhältnisse anknüpfen. Vielleicht bietet sich eine andere Gelegenheit auf diese Bildungen näher einzugehen.

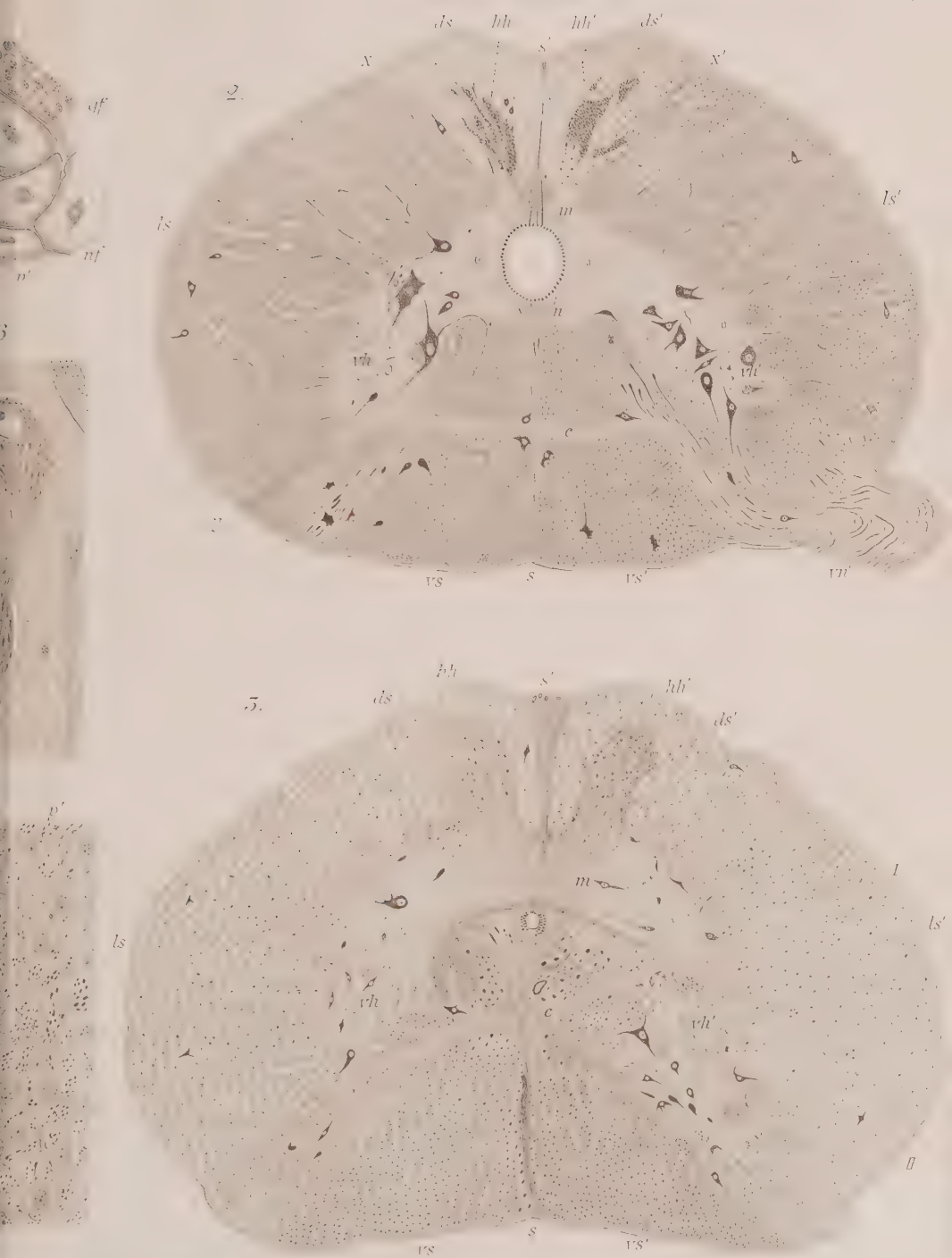
<sup>1</sup> Die neueren Angaben KOWALEVSKY's, wonach die Mantelzellen der Tunicaten nicht aus dem Ektoderm stammen, kann ich durchaus bestätigen; es sind »Mesodermzellen«, deren entodermale Herkunft man aber mehr betonen sollte.

<sup>2</sup> KLAATSCH, Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule. III. Morph. Jahrb. Bd. XXII. Hft. 4. pag. 522.







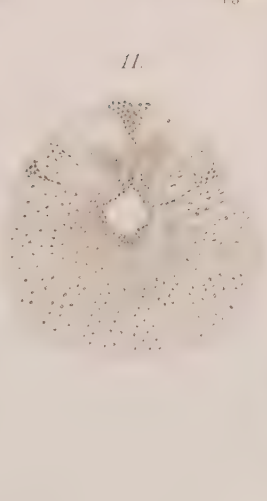
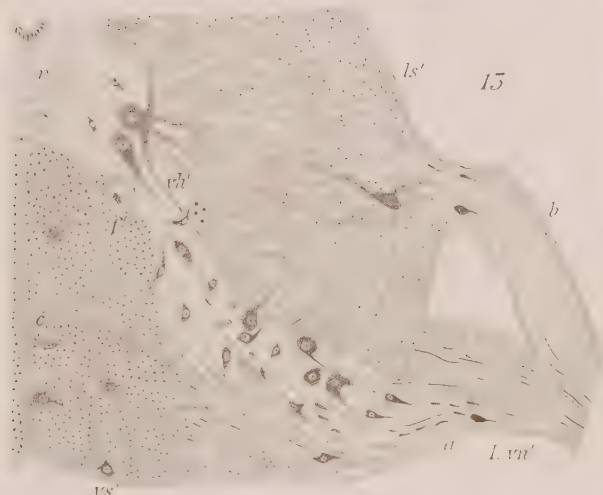
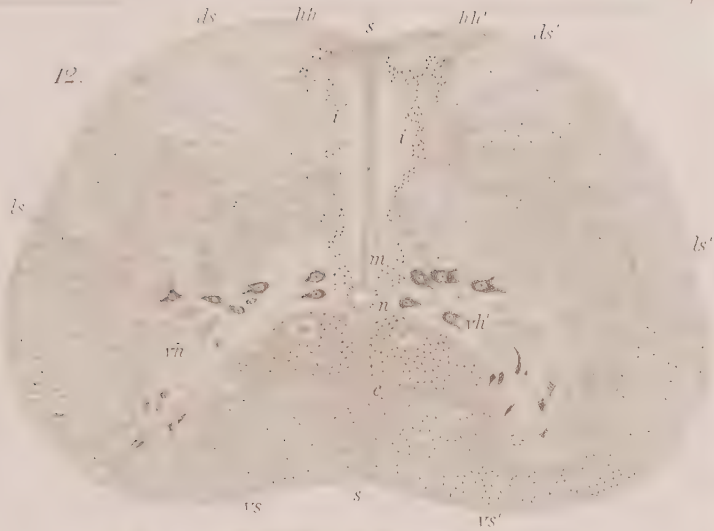
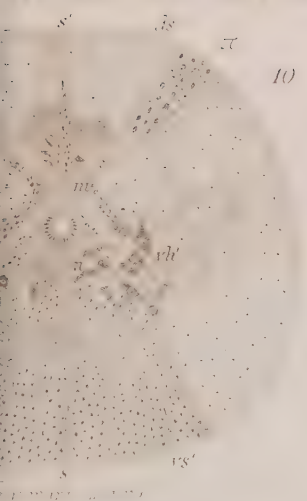
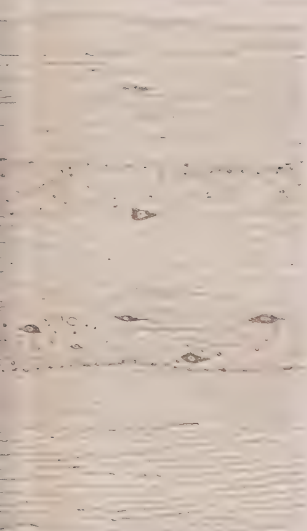








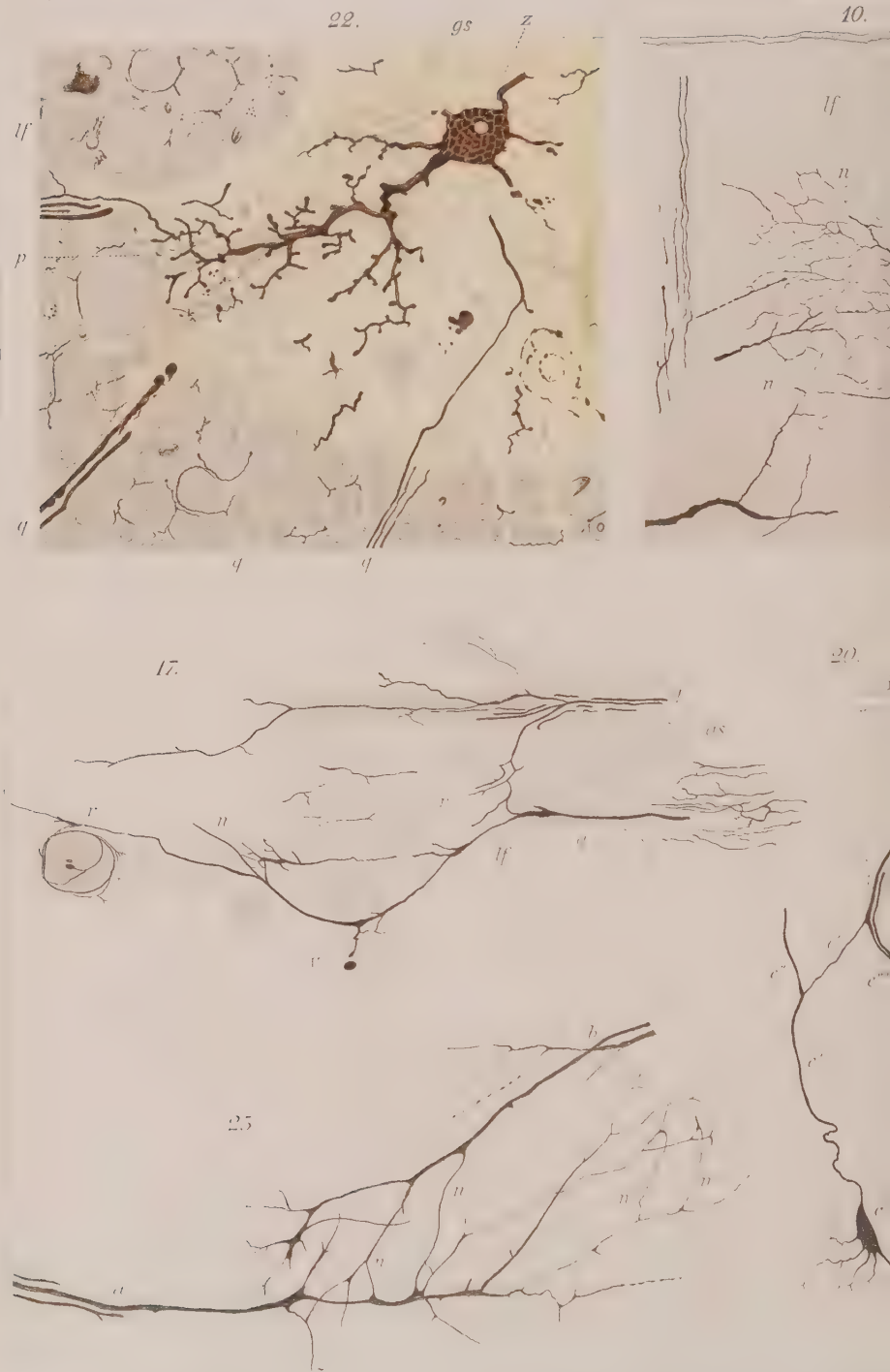








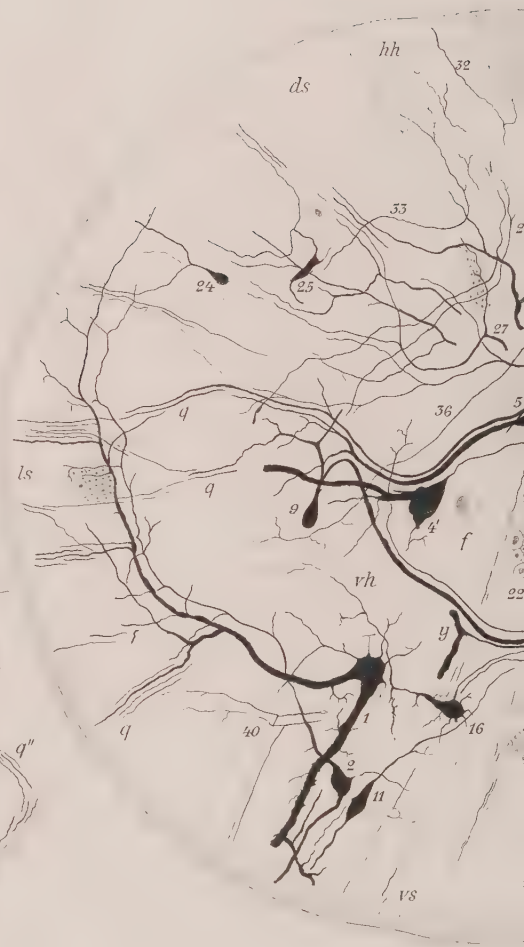
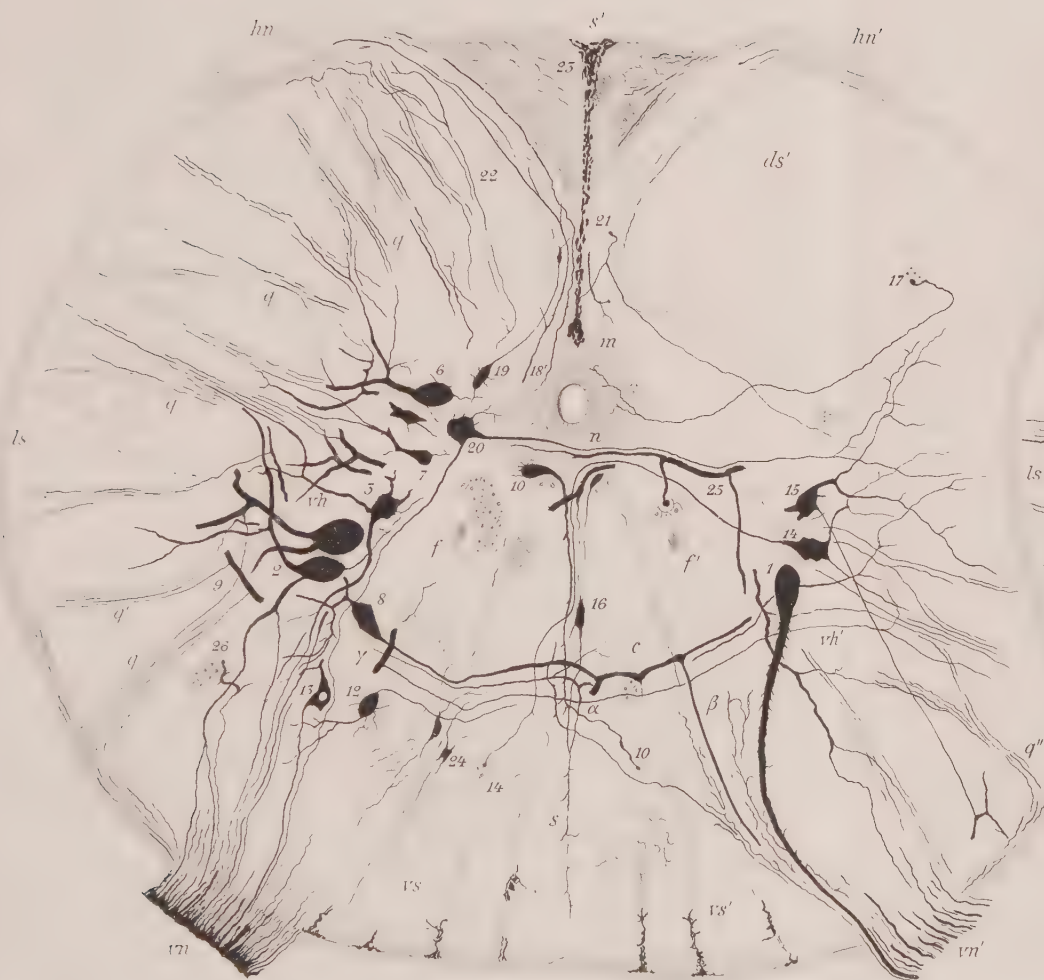






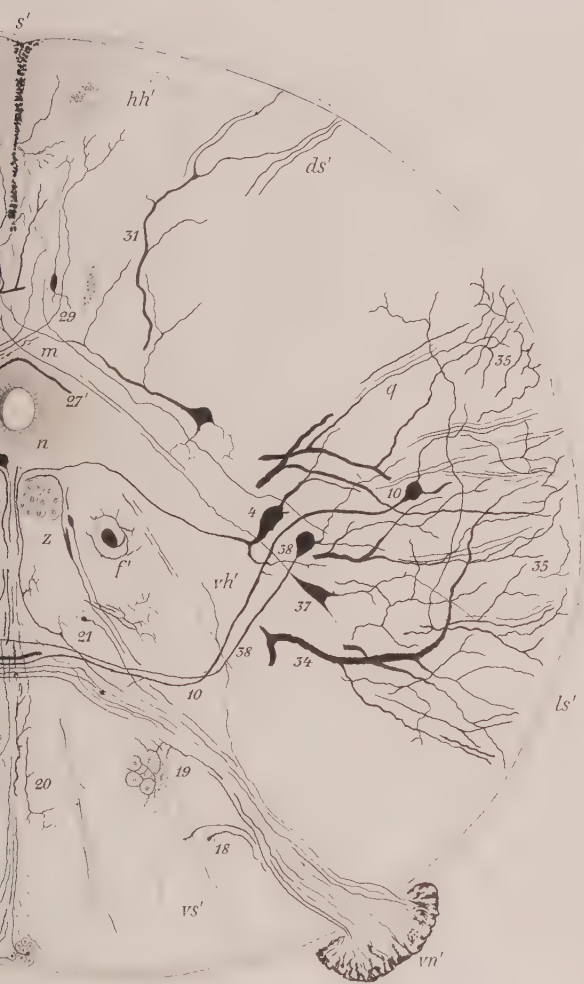


26.

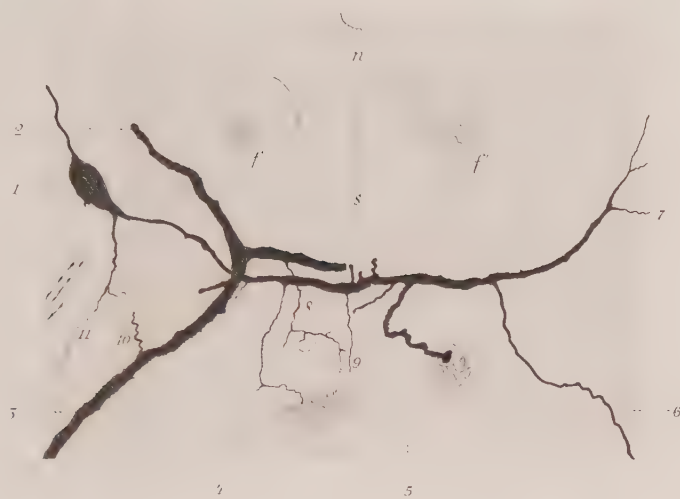




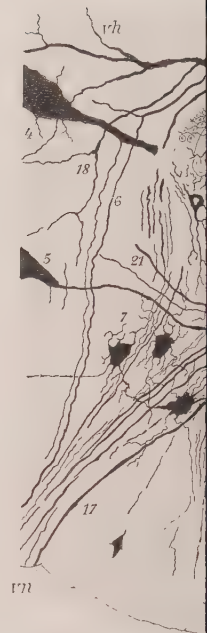
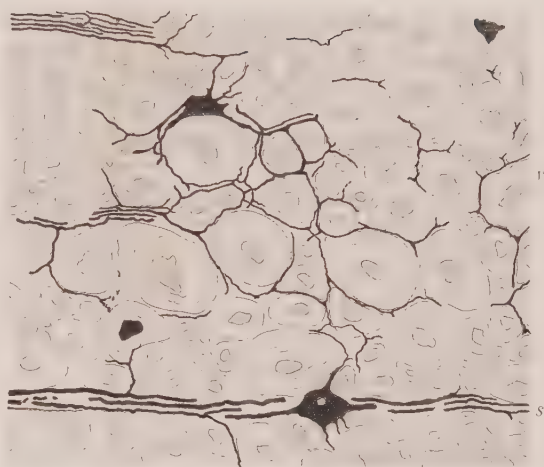
27.



28



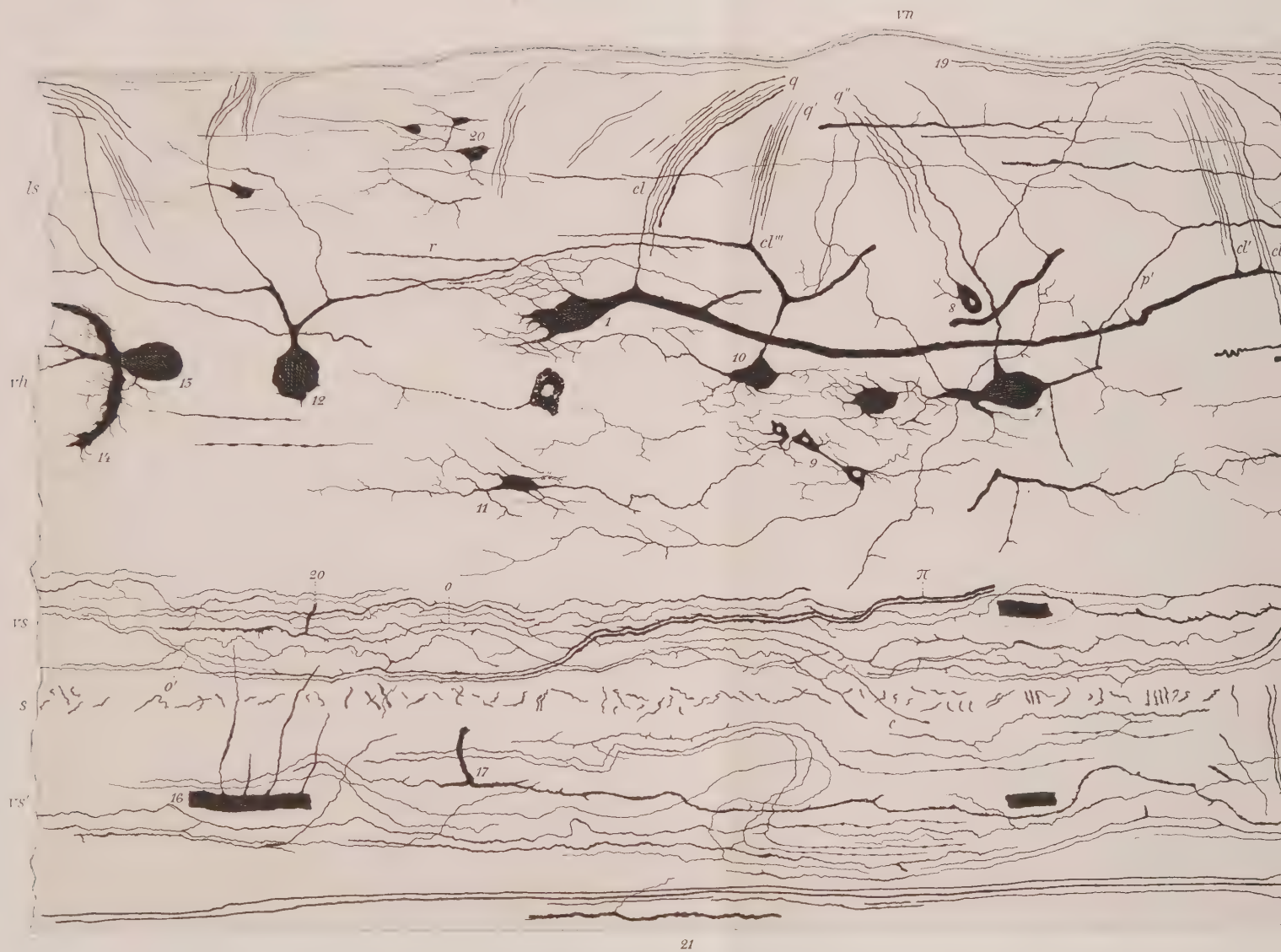
29.



32.



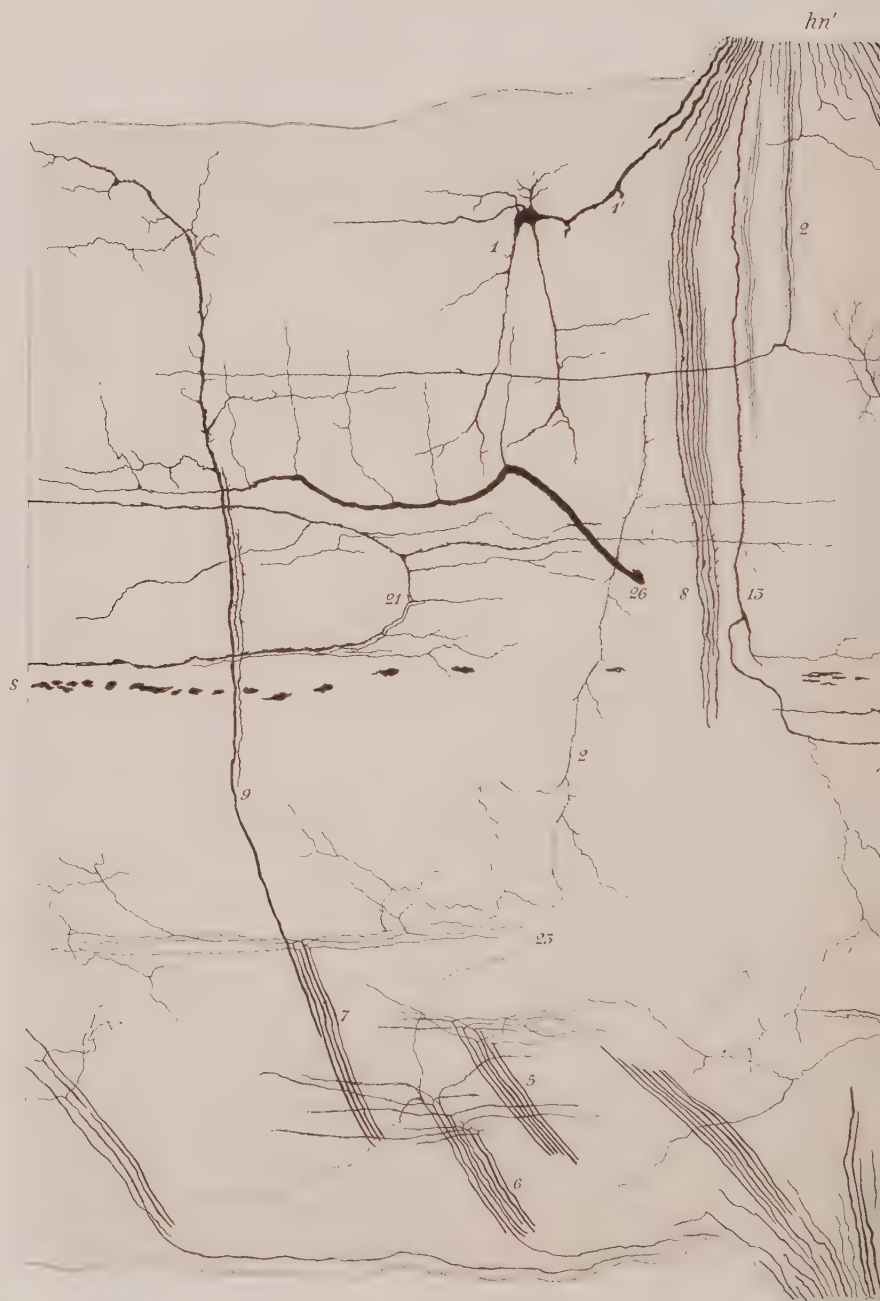


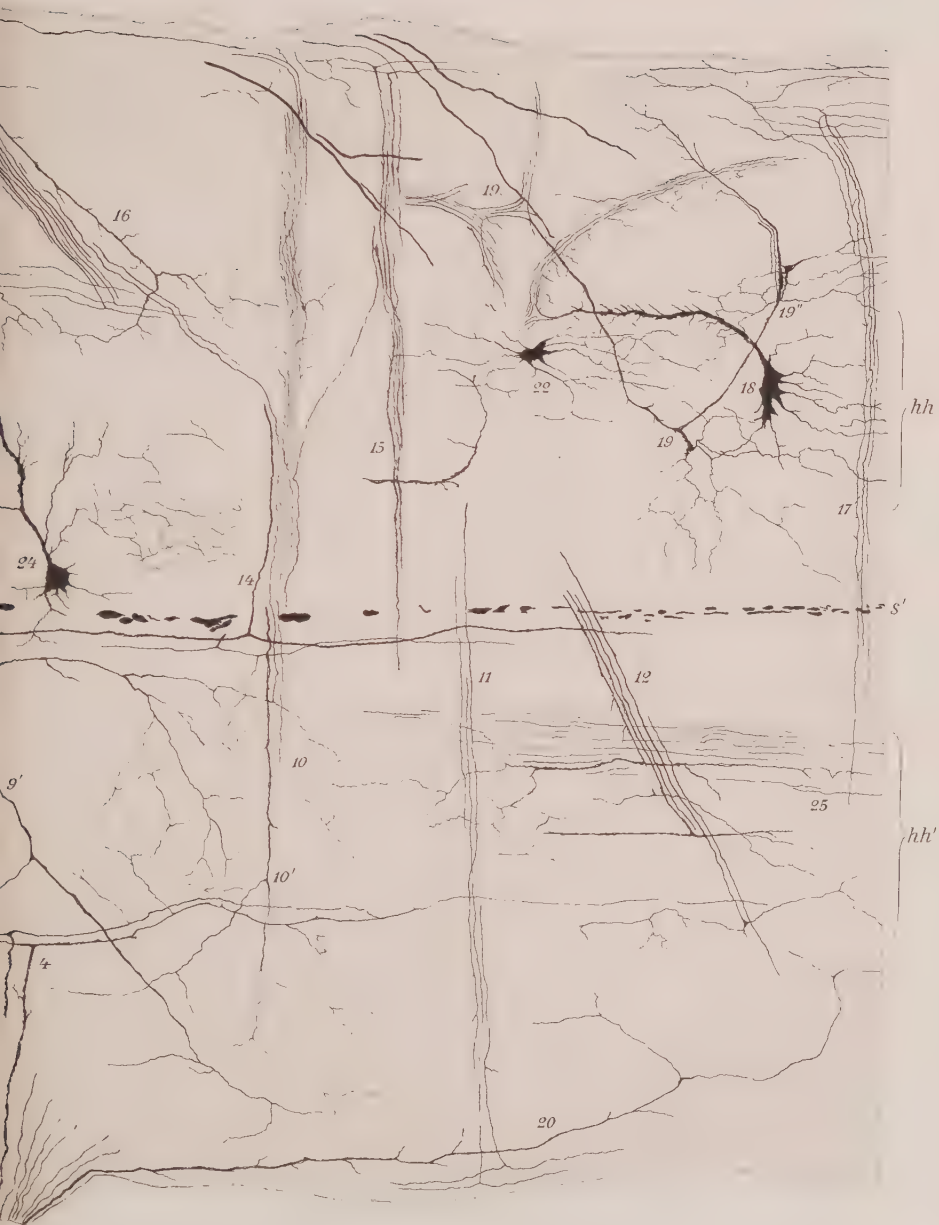














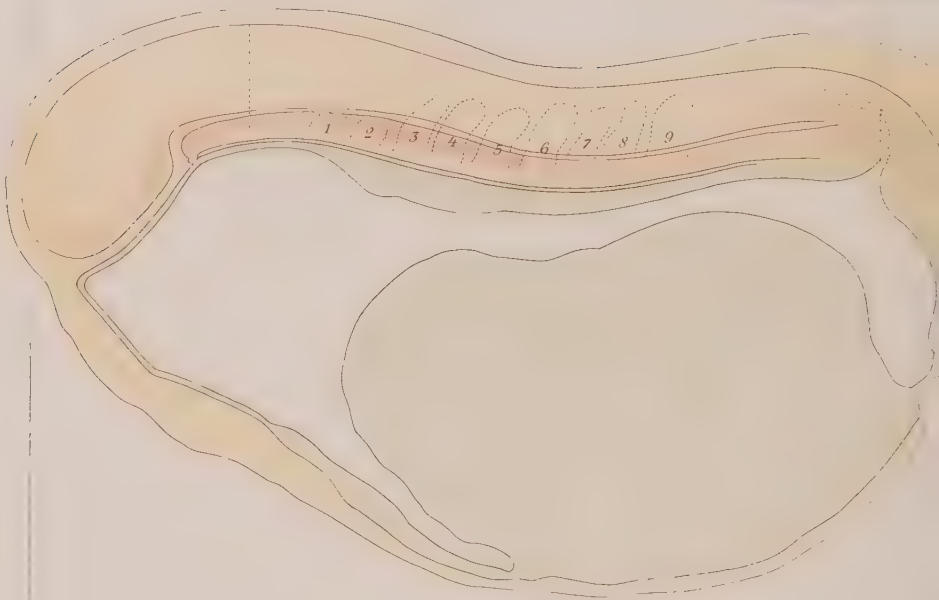




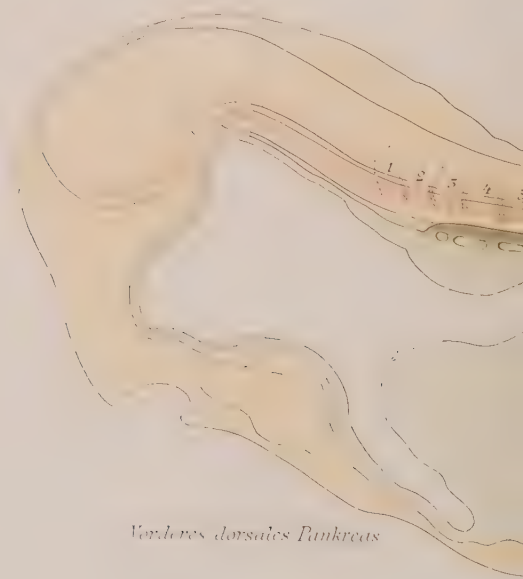
Chorda

1.

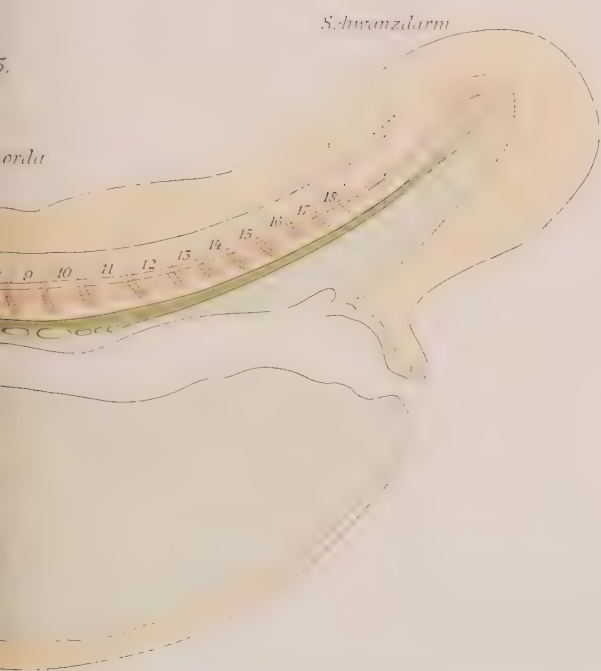
Canalis neurentericus



Chorda



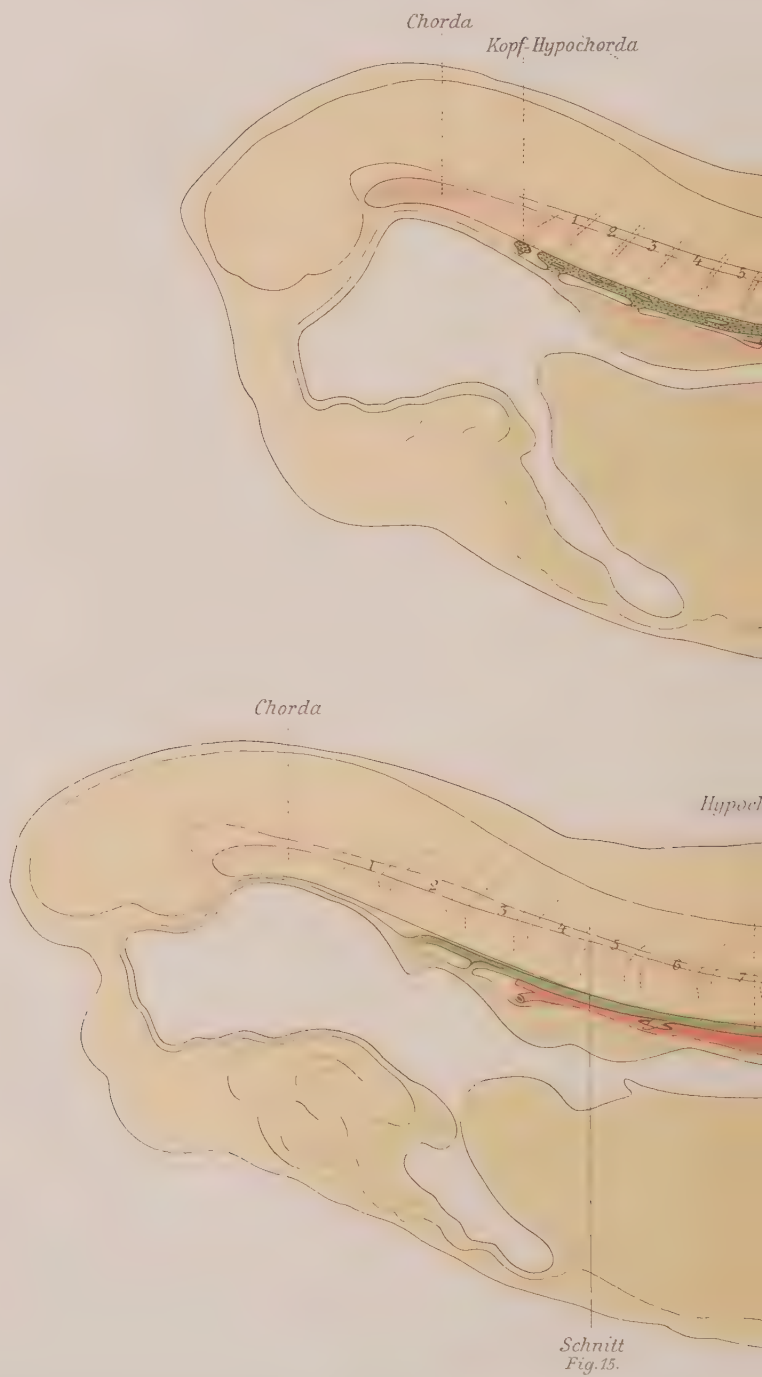
Vorderes dorsales Pankreas



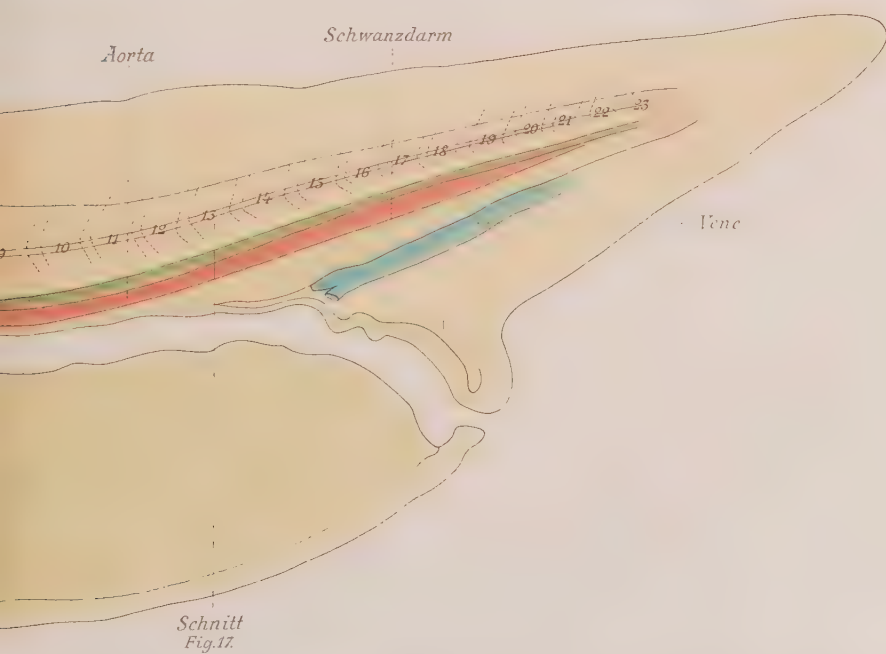
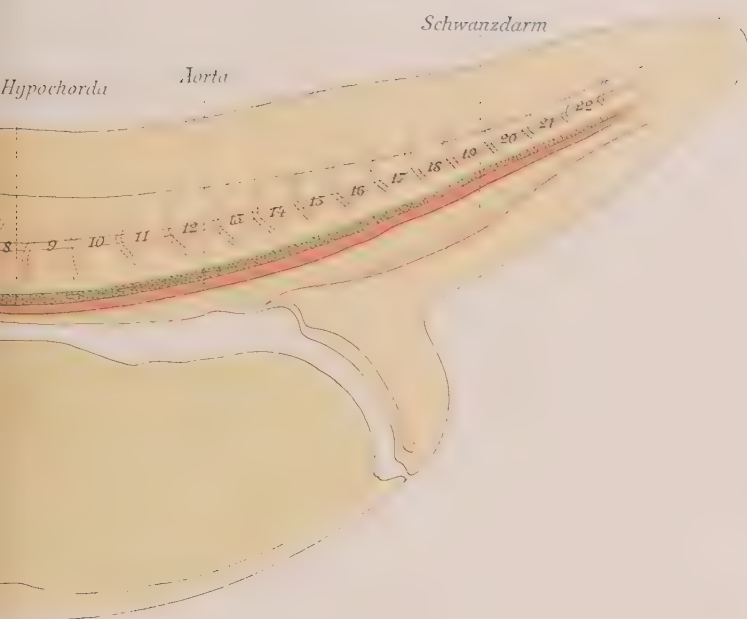








Schnitt  
Fig. 15.

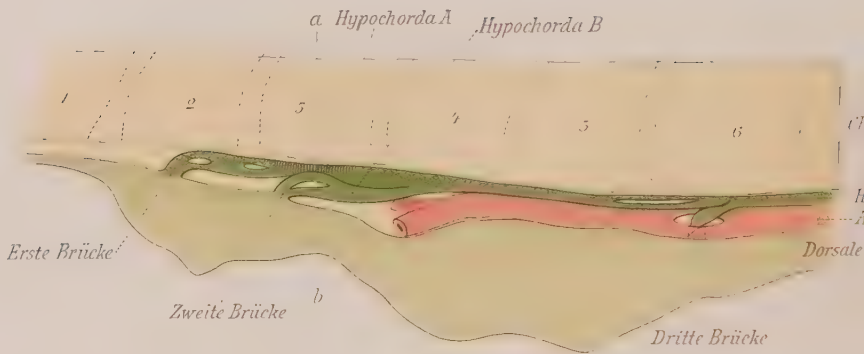




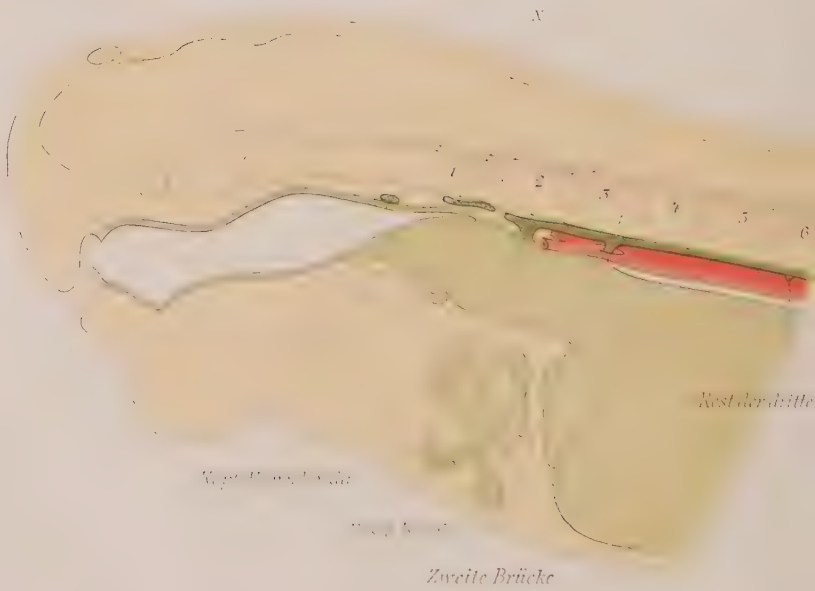




6.



7.



8

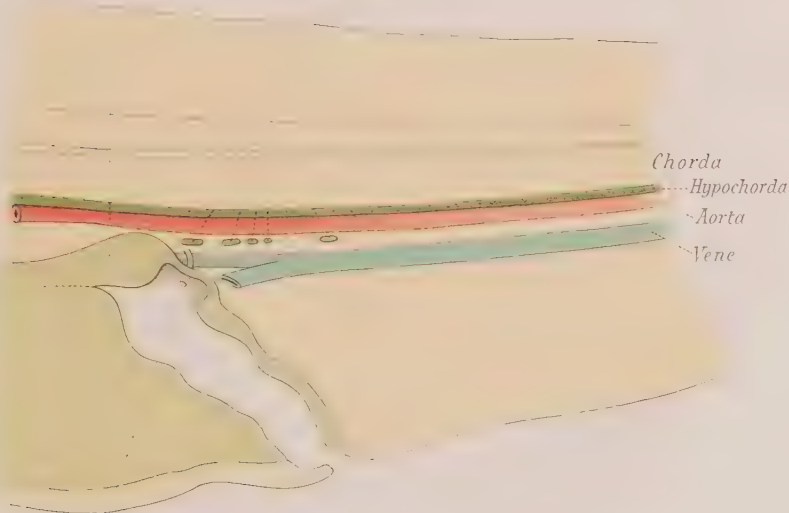
A VI



9.

Schwanzdarmwurzel

Schwanzdarmreste



Mündung des rechten Wolffschen Ganges

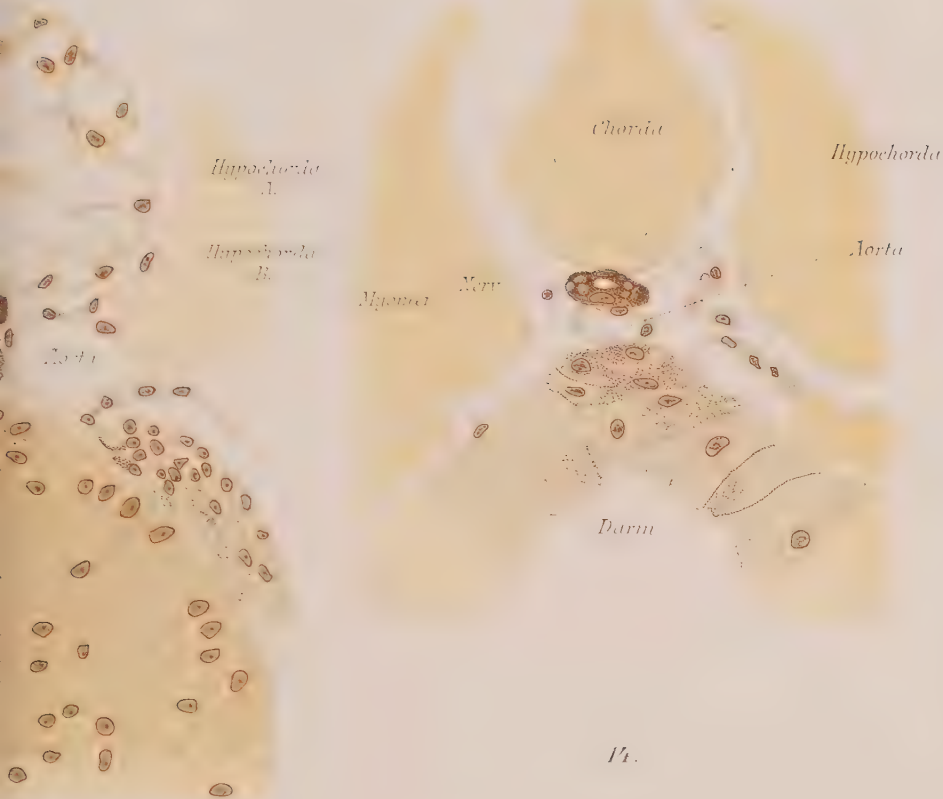








11



12.



B

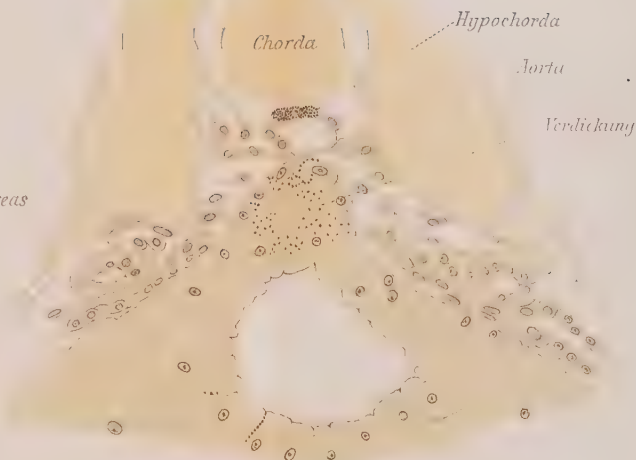




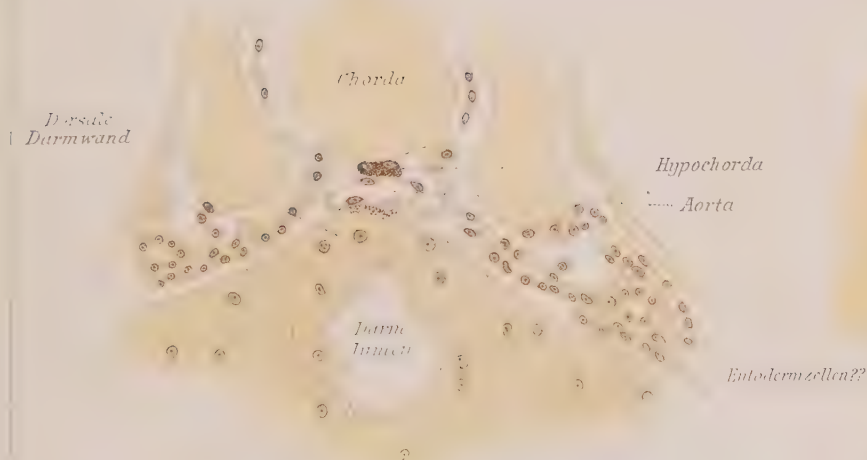
16.



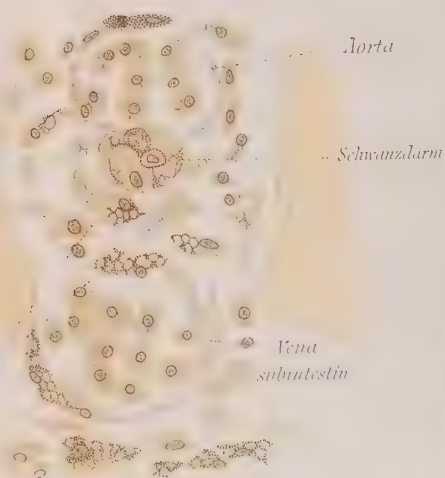
18.



17.



19.





# Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen.

Von

**Dr. med. Ernst Göppert,**

Assistent am anatomischen Institut in Heidelberg.

---

Mit Tafel XIII—XVI und 21 Figuren im Text.

---

## I. Theil.

### Die Homologieverhältnisse der Fischrippen.

Die Morphologie der Fischrippen ist schon so vielfach behandelt worden, dass ein Blick auf die Anzahl der einschlägigen Arbeiten und auf die Namen ihrer Verfasser eine erneute Prüfung überflüssig erscheinen lassen könnte. Eine genauere Bekanntschaft mit der Litteratur zeigt jedoch zwischen den Autoren weitgehende Verschiedenheiten in den Befunden und ihrer Beurtheilung.

Zunächst sind lange Zeit die Homologieverhältnisse der Fischrippen Gegenstand der Diskussion gewesen.

Bekanntlich finden sich die Rippen bei den Fischen in zwei verschiedenen Zuständen vor. Sie liegen zwar stets in den transversalen Myosepten<sup>1</sup>. Bei den meisten Ganoiden, den Dipnoern und Teleostiern, finden sie sich aber in den medialen Rändern derselben in unmittelbarer Nachbarschaft des Peritoneums, bei den Selachiern, wenigstens den Squaliden, dagegen an den Kreuzungslinien der Transversalsepten und der horizontalen, dorsale und ventrale Seitenmuskulatur von einander trennenden Scheidewände.

---

<sup>1</sup> Die die Stammesmuskulatur durchsetzenden Scheidewände werden folgendermaßen unterschieden: die einzelnen Myomeren werden von einander gesondert durch die transversalen Septen. Dorsale und ventrale Muskulatur scheidet jederseits das horizontale Septum. Die beiderseitigen Hälften der Stammesmuskulatur trennt ein dorsales und ein ventrales sagittales Septum.



Trotz dieser Verschiedenheit homologisiren eine Reihe von Forschern die Selachierrippe mit der der übrigen Fische. Der Unterschied in der Lage beider braucht in der That nicht so bedeutsam zu erscheinen, wenn man berücksichtigt, dass eine nur geringe Verschiebung innerhalb der Transversalsepten genügen würde, die Rippen aus der einen Lage in die andere überzuführen. Ein Zwischenzustand scheint sich sogar bei *Lepidosteus* zu finden. Die Rippen halten sich hier nicht in ihrem ganzen Verlauf an den medialen Rand der queren Septen, sondern dringen in dieselben ein.

Auf dem Boden dieser Beurtheilungsweise stehen HASSE und BORN (XI<sup>1</sup>), BALFOUR und PARKER (I), GRASSI (X). Auch GEGENBAUR trat in seiner Arbeit über die Wirbelsäule von *Lepidosteus* (VII) für sie ein. Später jedoch, in seiner Kritik zu GOETTE's »Entwicklungsgeschichte der Unke« (VIII), erkennt er die Möglichkeit einer Verschiedenheit der verschieden gelagerten Rippenbildungen an. Er fordert aber die Erforschung des Grundes der bestehenden Differenzen (pag. 314).

Auf der anderen Seite vertritt vor Allem GOETTE (IX) die Zweitheit der Rippenbildungen bei den Fischen. Er scheidet gemäß ihrer Lagerung untere Rippen oder Pleuralbögen von den oberen Rippen, die er mit engerer Fassung des Namens als Rippen schlechthin bezeichnet. HATSCHEK (XII), RABL (XV), WIEDERSHEIM (XVII), BAUR (III) schließen sich ihm an<sup>2</sup>.

Die Verschiedenheit der Lage ist also nach den eben genannten Forschern ein wesentliches Kriterium für die Auffassung der Rippenbildungen<sup>3</sup>. Gelegentliche Übereinstimmungen in der Lage zwischen

---

<sup>1</sup> Die römischen Zahlen hinter den Autorennamen verweisen auf das Literaturverzeichnis am Schluss der Arbeit.

<sup>2</sup> Bereits AUGUST MÜLLER (XIII) erkannte in seinen »Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule« die Wichtigkeit der Lagerung der Rippen und Gräten innerhalb der Muskulatur für die Beurtheilung dieser Theile.

<sup>3</sup> Leider war es mir nicht möglich, mir die Arbeit DOLLO's: *Sur la morphologie des côtes* (V) zu verschaffen. Auch DOLLO scheint den eben genannten Autoren sich anzuschließen, wie ich aus folgendem Satz seiner Arbeit: »*Sur la morphologie de la colonne vertébrale*« (VI) entnehme (pag. 14): *Chez certains poissons, à l'état adulte, il y a, à droite et à gauche de chaque vertèbre, deux éléments unicipitaux indépendants superposés dorso-ventralement: l'élément dorsal, c'est la côte; l'élément ventral, c'est l'haemapophyse, puisqu'il passe graduellement aux haemapophyses typique, quand on se dirige vers la queue.*

oberen Rippen und Pleuralbögen erklären sich durch sekundäre Verschiebungen innerhalb der Muskulatur (GOETTE).

Von Wichtigkeit schien für diese Auffassungsweise das Verhalten der Rippen am Übergang vom Rumpf zum Schwanz zu sein. Wir beobachteten in der Reihe der Fische eine Verkürzung des Bereichs der Leibeshöhle, die allmählich ursprüngliche Rumpfwirbel der Schwanzregion zuweist und zu Schwanzwirbeln werden lässt (vgl. GEGENBAUR VII und VIII), dabei ändert sich das Verhalten der einzelnen Theile des Wirbels, die Pleuralbögen der Ganoiden und Dipnoer schließen sich zu den Hämalbögen zusammen. Bei den Teleostiern glaubte GOETTE mit AUGUST MÜLLER (XIII) gleichfalls eine Betheiligung der Pleuralbögen an der Hämalbogenbildung annehmen zu müssen. Für die oberen Rippen der Selachier dagegen gilt etwas Derartiges nach GOETTE nicht. Hierin könnte man also den Ausdruck einer Verschiedenheit der Selachierrippe von der Rippe der übrigen Fische erkennen. Nun wird aber die GOETTE'sche Beurtheilung der unteren Bögen der Knochenfische von anderer Seite entschieden bestritten, so von GEGENBAUR und GRASSI, welche die Anschauung JOHANNES MÜLLER's (XIV) theilen, dass die Hämalbögen der Knochenfische allein von den Basalstümpfen ohne Betheiligung der Rippen (Pleuralbögen) gebildet werden. Andererseits behaupteten BALFOUR und PARKER für die Selachier eine gleiche Genese der caudalen unteren Bögen, wie sie GOETTE für die Teleostier annahm. Demnach wird man vor der Hand auf das Verhalten der Rippen am Rumpf-Schwanzübergang keinen besonderen Werth legen können.

Entscheidende Bedeutung für die Lösung der vorliegenden Frage würde aber der Nachweis eines gleichzeitigen Vorkommens beider Zustände der Rippen in einem Segment haben. Dies scheint nun, wie schon GOETTE, dann auch HATSCHKE, RABL und BAUR darlegen, bei Polypterus der Fall zu sein. Hier trägt jeder Rumpfwirbel erstens ein Paar von Knochenspangen, die in ihrer Lagerung mit den Selachierrippen übereinstimmen, außerdem aber noch typische »Pleuralbögen«. Das Gleiche scheint nun auch bei Knochenfischen vorzukommen. Dies zeigt möglicherweise eine vielfach übersehene Beobachtung BRUCH's (IV), dass bei Salmoniden und Clupeiden außer den Pleuralbögen (unteren Rippen) Knorpelstücke vorkommen, die in der Nähe der Seitenlinie innerhalb der transversalen Myosepten liegen. Ihr Entdecker nannte sie »Cartilagines intermusculares«. Dieser Befund gewinnt dadurch an Bedeutung, dass GOETTE auch

bei *Monacanthus penicilligerus*, einem Plectognathen, theilweise knorplig gebildete »Selachierippen« nachweisen konnte.

Bei Berücksichtigung dieser Thatsachen wird man sich der GOETTE'schen Auffassung der Rippen zuneigen und mit ihm obere und untere Rippen oder Pleuralbögen unterscheiden. Es fehlt aber noch für die oberen Rippen der *Crossopterygier* der entwicklungsgeschichtliche Nachweis ihrer Homologie mit der Selachierippe, wie GOETTE bereits erkannt hat. So lange ihre Zugehörigkeit zum primordialen Skelet nicht erwiesen ist, wird man die Möglichkeit nicht bestreiten können, dass sie bloße Sehnenverknöcherungen oder Fleischgräten darstellen (A. MÜLLER). Zweitens scheint die Bedeutung des Befundes bei *Monacanthus* nicht über allen Zweifel erhaben, da hier untere Rippen neben den knorpelhaltigen Rippenbildungen fehlen. Endlich ist der Nachweis noch nicht erbracht, dass die BRUCH'schen »*Cartilagines intermusculares*« den Selachierippen wirklich zu homologisiren sind.

An den damit bezeichneten Punkten hat also eine weitere Bearbeitung der Morphologie der Fischrippen zunächst einzusetzen.

#### a. Die Rippen der *Crossopterygier*.

Wir beginnen unsere Untersuchung bei den *Crossopterygiern*. Zunächst wollen wir uns eine Übersicht über das Verhalten der Rippen bei *Polypterus* verschaffen.

Bereits oben ist auf die bekannte Thatsache hingewiesen worden, dass hier jeder Rumpfwirbel zwei Rippenbildungen jederseits trägt. An den Enden starker Querfortsätze der knöchernen Wirbelkörper sind die oberen Rippen beweglich befestigt. An der Ventralseite der Querfortsatzbasis heften sich die unteren Rippen an.

Beide Rippenpaare liegen in den transversalen Myosepten. Das ventrale Paar findet sich in den medialen Rändern derselben unmittelbar nach außen vom Peritoneum, entspricht also den Pleuralbögen der Teleostier. Das dorsale Paar ist dem horizontalen Myoseptum derart angeschlossen, dass es in die dorsale Hälfte des transversalen Septums hineinragt. Es findet sich also in der Lagerung der Selachierippe. Präparirt man die Septen sammt den Rippen frei, so beobachtet man, dass auch die ventralen Theile der Transversalsepten an die oberen Rippen angeheftet sind.

In der vorderen Rumpfhälfte sind die oberen Rippen stark entwickelt, die unteren stellen dagegen nur kurze Stümpfe vor. Weiter



caudalwärts dreht sich dieses Verhältniß allmählich um. Im hinteren Theil des Rumpfes sind die unteren Rippen länger als die oberen. Am Anfang des Schwanzes schwinden die letzteren schließlich ganz, während die unteren sich zu den Hämalbögen zusammenschließen. Gleichzeitig hiermit ändert sich der Körperquerschnitt. Vorn erscheint der Körper in dorso-ventraler Richtung etwas abgeplattet, hinten wird der dorso-ventrale Durchmesser länger, der transversale verhältnismäßig schmaler.

Fanden wir bei *Polypterus* die vorderen unteren Rippen (Pleuralbögen) schwach entwickelt, so sehen wir, dass sie bei *Calamoichthys Calabaricus* Smith. in den vorderen Theilen des Körpers ganz fehlen. Hier finden sich allein die oberen Rippen. Nur in den hinteren Theilen des Rumpfes sind beide Rippenbildungen neben einander vorhanden. Am Schwanz gehen die unteren in die Hämalbögen über.

Wenn man die Stellung von *Calamoichthys* zu *Polypterus* im System berücksichtigt, wird man nicht lange im Zweifel darüber sein, ob die vorderen Pleuralbögen der *Crossopterygier* im Entstehen oder in Rückbildung begriffene Theile darstellen. *Calamoichthys* ist die jüngere Form. Das zeigt u. A. der Mangel einer Hinterflosse, die *Polypterus* noch besitzt. In gleicher Weise hat *Calamoichthys* in dem vorderen Theil des Rumpfes die Pleuralbögen eingebüßt, die sich noch bei *Polypterus* allerdings bereits in reducirtem Verhalten vorfinden.

Wieder beobachten wir, dass sich mit dem Verhalten der Rippen auch die Form des Körperquerschnittes ändert. Vorn überwiegt der transversale, hinten der dorso-ventrale Durchmesser (vgl. Fig. VII pag. 196 und Fig. VIII pag. 197).

An einer Querschnittserie durch einen jungen, 12 cm langen *Calamoichthys*, den mir Herr Dr. KLAATSCH freundlichst zur Verfügung stellte, untersuchen wir jetzt die vorderen Rumpfteile genauer. Von jedem Wirbelkörper geht hier jederseits, ähnlich wie bei *Polypterus*, ein starker Querfortsatz aus, der etwa die doppelte Länge des Querdurchmessers des Wirbelkörpers besitzt. Die Querfortsätze ziehen lateral- und etwas ventralwärts zum medialen Rand des horizontalen Myoseptums und reichen sogar noch ein kurzes Stück in dasselbe hinein. Sie sind zum größten Theil knöchern. In ihrem lateralen Theil umschließen sie einen von Fettzellen ausgefüllten Markraum. In ihrer Basis liegt eine nicht unbedeutende Masse hyalinen Knorpels. Dieser sitzt unmittelbar der *Elastica* der *Chorda dorsalis* auf und hängt durch eine schmale Knorpelbrücke



seitlich von der Chorda mit Knorpelgewebe zusammen, das in der Basis der knöchernen Neuralbögen eingeschlossen liegt. Das ganze Verhalten der Querfortsätze zeigt sie als Homologa der Basalstümpfe der übrigen Fische.

Es sei hier erwähnt, dass ventral von den Basalstümpfen, wie wir nun in Zukunft die Querfortsätze bezeichnen wollen, zwei kurze knöcherne Fortsätze vom Wirbelkörper entspringen, die gabelartig die Aorta von der Dorsalseite her umfassen. Sie sind ventral fortgesetzt durch Bindegewebszüge, die die Aortenwand umziehen (vgl. Fig. I pag. 151).

An die Enden der Basalstümpfe sind die oberen Rippen befestigt. Die Verbindung vermittelt ein starkes Band, das aus parallel zu einander verlaufenden Fasern mit zahlreichen dazwischen angeordneten spindelförmigen Kernen besteht. Die Fasern des Ligamentes senken sich in die Knochensubstanz des Basalstumpfes und die der Rippe ein.

Die oberen Rippen sind eben so wie bei *Polypterus* der Dorsalseite des horizontalen Septums angefügt; sie sind also in erster Linie Stützen der dorsalen Seitenrumpfmuskulatur (Fig. VII pag. 196 *O.R.*). Von der Ventralseite her befestigen sich aber, entsprechend der ganzen Ausdehnung der Rippen, die ventralen Transversalsepten am horizontalen Septum. Auch diesen dienen also die oberen Rippen als Halt. Das Ende jeder Rippe gehört sogar ausschließlich der ventralen Muskulatur an. Nachdem nämlich das Ende der Rippe den Grund der Furche erreicht hat, die an der Seitenlinie zwischen dorsale und ventrale Rumpfmuskulatur eindringt (Fig. VII), so folgt es noch auf eine allerdings kurze Strecke der Oberfläche der ventralen Muskulatur und hat hier jede Beziehung zur dorsalen Muskulatur aufgegeben. Das Rippenende selbst besitzt eine leichte kolbige Anschwellung (Fig. 1 Taf. XIII *O.R.*). Es ist fest mit den Fasern der Cutis verbunden, die in das Knorpelgewebe des Rippenendes eindringen. Außerdem ziehen Bindegewebsfasern, die im Rippenende wurzeln, in die benachbarte Knochenplatte (*K*) des Hautpanzers.

Die oberen Rippen stellen in ihrem Anfangsstück massive Knochenstäbe vor. Weiter lateral treten in ihnen Markräume auf. Ihr distales Ende umschließt endlich einen Kern von hyalinem Knorpel (Fig. 1). Dieser Befund beweist unzweideutig, dass die obere Rippe der *Crossopterygier* wirklich dem primären Skelet angehört und der *Selachierrippe* homologisiert werden muss. Wir haben

also bei den *Crossopterygiern* in der That zwei verschiedene knorpelig präformirte Rippenbildungen gleichzeitig an einem Wirbel.

Die oberen Rippen finden sich im ganzen Bereich des Rumpfes. Sie gehen nicht auf den Schwanz über. An den vier letzten Segmenten des Rumpfes stehen sie nicht mehr in direkter Verbindung mit den Basalstumpfen. Sie sind hier rudimentär und entsprechen ihrer Lage und Ausdehnung nach nur noch den lateralen Theilen der vorderen Rippen. In den beiden letzten Rumpfsegmenten fanden sich die Rippen nur noch einseitig vor. Aber auch hier enthielten sie noch den Knorpelkern.

Was nun die unteren Rippen oder Pleuralbögen (Fig. I und VIII pag. 197 *Plb*) anlangt, so ist bereits oben über ihr Vorkommen berichtet. Die vorder-

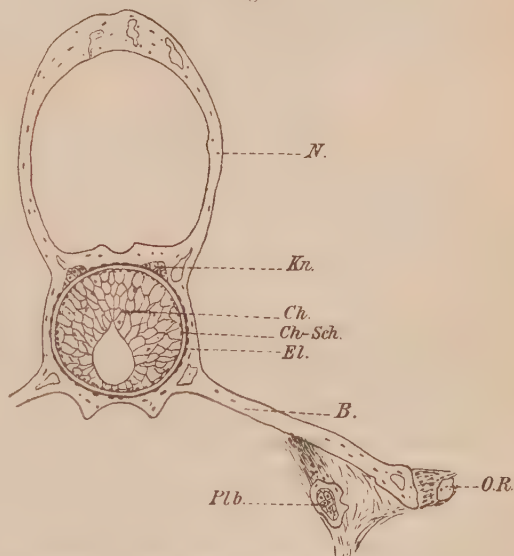
sten entspringen von der Unterseite der Basalstumpfmitte (*B*). Je mehr wir uns dem Schwanz nähern, desto mehr verschiebt sich ihr Ursprung medianwärts. Schließlich gehen sie von Vorsprüngen der Basalstümpfe aus, die den oben erwähnten ventralen Höckern der vorderen Wirbel entsprechen (vgl. Fig. I u. II). Diese die unteren Rippen tragenden Vorsprünge umschließen Knorpel, der mit dem übrigen Basalstumpfknorpelzusammenhängt.

Eben so finden wir im

proximalen Theil der unteren Rippe hyalinen Knorpel, der äußerlich von einer Knochenschale umschlossen ist. Das freie Ende der Rippen ist rein knöchern.

Die ventralen Rippen sind an die Basalstümpfe durch Ligamente befestigt, deren einander parallel verlaufende Fibrillen in den Knochen-

Fig. I.

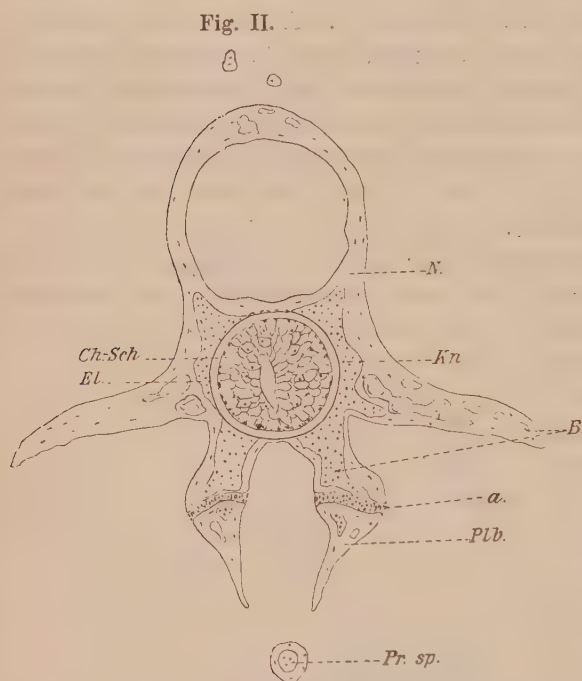


*Calamoichthys Calabaricus*. Querschnitt durch einen Wirbelkörper der hinteren Rumpfhälfte. 57/1. *Kn* Knorpel in der Basis der Neuralbögen (*N*). Für alle übrigen Bezeichnungen s. die Tafelerklärung pag. 215.

überzug beider Skelettheile eingelassen sind. An dem letzten Rumpfwirbel ändert sich dieses Verhalten etwas. Das Band zwischen Rippe und Basalstumpf enthält zahlreichere Zellen. Die Fibrillen

verlaufen weniger genau parallel zu einander als vorn. Sie durchkreuzen sich in unregelmäßiger Weise.

An den ersten Schwanzwirbeln sind nun die der unteren Rippe und dem Basalstumpf entsprechenden Theile des Hämbogens (Fig. II *B* und *Plb*) an den einander zugekehrten Enden nicht vollständig von Knochen überzogen. Die knorplige Grundlage derselben kommt damit in Berührung mit dem Verbindungsgewebe. Zwischen beiden beobachten



*Calamoichthys Calabaricus*. Querschnitt durch den zweiten Schwanzwirbel. 57/1. *a* Verbindung zwischen dem, einem Basalstumpf (*B*) und dem, einem Pleuralbogen (*Plb*) entsprechenden Theil des Hämbogens. *Kn* Knorpel des Neuralbogens und des Basalstumpfes, lateral von der Chorda mit einander zusammenhängend. *Pr.sp* Processus spinosus des vorhergehenden Hämbogens. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

wir einen so allmählichen Übergang und innigen Zusammenhang, dass wir nicht daran zweifeln können, dass das Zwischengewebe aus hyalinem Knorpel durch einen fibrillären Zerfall der Intercellularsubstanz hervorgegangen ist. Da andererseits der sich hier findende Zustand des Zwischengewebes durch allmähliche Übergänge verknüpft wird mit dem Verhalten der Ligamente, die vorn Basalstumpf und untere Rippen zusammenhalten, so ist wohl der Schluss gerechtfertigt, dass ursprünglich beide Skelettheile kontinuierlich zusammenhängen und erst später von einander getrennt werden. Endlich werden die oberen Rippen und die Basalstümpfe in gleicher Weise mit einander verbunden, wie letztere mit den unteren Rippen. Die

ontogenetische Einheit auch dieser Rippen mit den Basalstümpfen wird als möglich erachtet werden müssen.

Die übrigen *Ganoiden* und die *Dipnoer* besitzen bekanntlich ausschließlich untere Rippen (Pleuralbögen), die am Schwanz zusammen mit den Basalstümpfen die Hämalbögen bilden. Die Verhältnisse sind zur Genüge bekannt, so dass ich mich hier nicht aufzuhalten brauche. Erwähnen will ich nur, dass, wie bereits BALFOUR und PARKER darstellen, die Enden der Pleuralbögen bei *Lepidosteus* in die ventrale Muskulatur eindringen, sich also vom Peritoneum entfernen. Sie sind jederseits mit einander durch ein Septum verbunden, das die ventrale Muskulatur in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt scheidet. Dieses Verhalten kann die Beurtheilung der Rippen als Pleuralbögen nicht beeinflussen, da sie sich in allen übrigen Punkten denjenigen der anderen Fische völlig gleich verhalten.

#### b. Die Rippen der Selachier.

Im Gegensatz zu Dipnoern und Ganoiden finden wir bei den *Selachiern* nur obere Rippen, die an den Basalstümpfen befestigt sind. Pleuralbögen fehlen ihnen. Es fragt sich aber, ob solche nicht ihren Vorfahren zukamen. GOETTE fand nämlich bei *Carcharias* die Enden der besonders langen Basalstümpfe der hinteren Rumpf- und der vorderen Schwanzregion mehrfach abgegliedert. Etwas Ähnliches fand sich bei einem von mir untersuchten Exemplar von *Cestracion Philippi*. Hier saß am 12. Schwanzwirbel dem Ende des Basalstumpfes der linken Seite ein kleines Knorpelstück beweglich auf. (Erst am 16. Schwanzwirbel fanden sich geschlossene Hämalbögen.)

Man kann nun diese Befunde auch als den Beginn einer Pleuralbogenbildung auffassen. Die Abgliederungen finden sich aber gerade an Stellen, an welchen die Pleuralbögen im Allgemeinen schwächer entfaltet sind, als weiter vorn, andererseits eher zu einer Verschmelzung mit den Basalstümpfen neigen als zu einer Trennung von ihnen. Wir werden daher mit größerem Recht, dem Vorgang GOETTE's folgend, die betreffenden Stücke als Reste von Pleuralbögen auffassen, die früher stärker entwickelt waren und der Rückbildung verfielen. In dieser Anschauung werden wir bestärkt durch eine



von GEGENBAUR gleichfalls bei einem *Cestracion* gemachte Beobachtung (VII, pag. 409). GEGENBAUR fand dort unmittelbar vor dem ersten geschlossenen Hämalbogen in vier Segmenten je ein unpaares Knorpelstück vor, das seiner Lage nach genau dem Schlusstück der Hämalbögen entsprach. Dieser Befund weist meines Erachtens darauf hin, dass im Bereich des unteren Bogensystems Rückbildungen eingetreten sind, dass demnach in diesem System bei den Selachiern keine ursprünglichen Verhältnisse mehr vorliegen.

Es ist also wahrscheinlich, dass die Vorfahren der heutigen Selachier auch untere Rippen (Pleuralbögen) besessen haben. Voraussichtlich ist deren Rückbildung vorn anfangend nach hinten fortgeschritten, denn allein in den hinteren Theilen des Körpers treffen wir noch Spuren von ihnen an. In gleicher Weise sahen wir auch bei den *Crossopterygiern* die Pleuralbögen vorn eher schwinden als hinten.

Als Einwand gegen diese Auffassung könnte etwa angeführt werden, dass ihr zufolge die sonst so primitiven Selachier sehr umgebildete Verhältnisse aufweisen. Ähnliches treffen wir aber in vielen Organsystemen. Speciell sei hier auf das Achsenskelet hingewiesen. Bekanntlich steht die Wirbelsäule der Selachier auf einer hohen Entwicklungsstufe. Sie hat den für sämtliche Gnathostomen gemeinsamen Urzustand weit überschritten und zwar in einer von allen Wirbelthieren, die Dipnoer ausgenommen, divergirenden Richtung.

Das Verhalten der die Rippen tragenden Basalstümpfe kann ich als bekannt voraussetzen. Ich muss aber aus einem später ersichtlichen Grunde betonen, dass Basalstümpfe und Neuralbögen ursprünglich ganz von einander gesondert sind. In Folge der eingreifenden Umgestaltung des Körperbaues der *Rajiden* kommt es dort sekundär, wie GOETTE gezeigt hat, am Rumpf zu einer Verschmelzung von Neuralbögen und Basalstümpfen, die eine gemeinsame Basis für beide Bildungen schafft. Es ist ferner zur Genüge bekannt, dass auch am Schwanz die bereits zur Umschließung der Caudalgefäße verlängerten Basalstümpfe noch bei manchen Arten (obere) Rippen tragen. Bei einem *Pristiurus*-Embryo von 24 mm Länge fanden sich Rippenanlagen bis zum fünften Schwanzwirbel, während sie bei *Mustelus vulgaris* den Rumpf nicht überschreiten. Bei *Torpedo* beschreibt GOETTE die Verbindung einer Rippe mit einem geschlossenen Hämalbogen.

Im Allgemeinen sind die Rippen beweglich den Basalstümpfen

angegliedert. Nur bei *Raja* finden sich die allein vorhandenen vordersten Rippen in Kontinuität mit den Basalstümpfen, wie GOETTE ausführt. Bei manchen Formen ist nun die Verbindung von Rippe und Basalstumpf nicht einfach durch ein Ligament vermittelt, wie wir es bei *Calamoichthys* sahen, sondern zeigt complicirtere Verhältnisse, die mir der Beschreibung werth scheinen.

Es wurde ein älteres Exemplar von *Acanthias vulgaris* auf einer Querschnittserie durch die Basalstumpf-Rippenverbindung untersucht (Fig. 2 Taf. XIII). Das mediale Rippenende (*R*) bildete einen schwach konvexen Gelenkkopf, dem eine flache Pfanne des Basalstumpfendes (*B*) entsprach. An ihrer ganzen Peripherie hingen beide Gelenkenden mit einander durch starke Faserzüge zusammen, die ganz das Verhalten einer Gelenkkapsel zeigten (*a*). Die Fibrillen dieser Gelenkkapsel wurzelten in der Intercellularsubstanz beider Skelettheile. An der Befestigungsstelle der Fasern war die Knorpelgrundsubstanz von Fibrillen durchzogen, zwischen denen diejenigen der Gelenkkapsel verschwanden. Besonders stark war die Entwicklung der Fibrillen im medialen Theil der Rippe (*R*). In schwach bogenförmigem Verlauf zogen sie hier in der Fortsetzung der Gelenkkapselfasern von einer Seite zur anderen. Innerhalb der Gelenkkapsel fand sich zwischen beiden Skelettheilen ein lockeres Fasergefüge (*b*), das weite Lückenräume zwischen sich fasste. Es zeigte sich damit bereits der erste Beginn einer Gelenkhöhlenbildung. Interessant war auch hier der innige Zusammenhang der Fasern mit dem Knorpel. Die Fasern, die meist schräg zwischen Rippe und Basalstumpf ausgespannt waren, entsprangen aus der beiderseitigen Intercellularsubstanz. Diese selbst zeigte im Basalstumpf in der Nachbarschaft der Gelenkfläche eine parallel zu jener gerichtete Faserung. Überall fanden sich Kerne zwischen den Fibrillen des Verbindungsgewebes.

Der ganze Befund weist auf die Möglichkeit hin, dass das Gewebe zwischen Basalstumpf und Rippe aus Knorpelgewebe hervorgegangen ist durch einen fibrillären Zerfall der Grundsubstanz. Es scheint also dafür zu sprechen, dass Basalstumpf und Rippe auf früheren Stadien der Ontogenese eine Einheit bildeten, wie GOETTE seiner Zeit beschrieb.

Von Interesse ist außerdem die Art der Verbindung zwischen Basalstumpf und Rippe in so fern, als sie bereits sämtliche Einrichtungen eines Gelenks erkennen lässt, wenn auch noch in einem unvollkommenen und hier auch später nicht überschrittenen Zustand.

Von den Basalstümpfen ausgehend verfolgen wir nunmehr die Rippen in die Muskulatur hinein. Im Allgemeinen liegen sie, wie bekannt, an den Kreuzungslinien des horizontalen Septums und der Transversalsepten. Ferner wissen wir durch GOETTE, dass die Anfangstheile der Rippen mancher Squaliden an ihrer Ventralseite nicht von Muskulatur bedeckt werden. Es kann dadurch eine oberflächliche Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Pleuralbögen zu Stande kommen. Der Befund erklärt sich aber, wie GOETTE ausführt, durch eine sekundäre laterale Verschiebung der ventralen Rumpfmuskulatur, deren Bereich dann erst in einiger Entfernung von der Wirbelsäule beginnt (Fig. XVIII pag. 207 und Fig. XIX pag. 208). Endlich ist zu erwähnen, dass bei *Torpedo* die hier eingetretene starke dorsal- und lateralwärts gerichtete Verschiebung der ventralen Seitenrumpfmuskulatur die Rippen ganz in den Bereich derselben bringt und sie von dem dorsal verlagerten Horizontalseptum entfernt (GOETTE).

Zur genaueren Feststellung dieser Verhältnisse wurden Embryonen von Squaliden untersucht und zwar solche von *Pristiurus melanostomus* von 34 mm Länge, von *Scyllium canicula* von 34 mm und von *Mustelus vulgaris* verschiedener Länge. Querschnittserien gaben vollkommen klaren Aufschluss. Eine Kontrolle der Befunde ermöglichte eine Sagittalschnittserie durch einen älteren *Mustelus*-Embryo.

Überall stellt das horizontale Septum eine verhältnismäßig derbe Bindegewebslage vor, deren Faserung transversal zieht. Das Septum ist an den Basalstümpfen befestigt. Bei *Pristiurus* liegt nun der ganze proximale Theil der Rippe derart dem horizontalen Septum angeschlossen, dass er in das ihm zugehörige dorsale Transversalseptum hineinragt. Dieser Theil der Rippe wird ganz besonders im Dienst der dorsalen Muskulatur stehen. Gleichzeitig wird er aber auch für die ventrale Muskulatur von Bedeutung sein, da genau entsprechend der Rippe von der Ventralseite her auch das zugehörige ventrale Transversalseptum sich an das horizontale Septum befestigt. Weiterhin dreht sich das Verhältnis um. Die Rippe zieht schräg durch das horizontale Septum hindurch und liegt dann mit ihrem lateralen Theil der Ventralseite des Septums angeschlossen. Sie ragt also in das ihr zugehörige ventrale Transversalseptum hinein. Sie endet in geringer Entfernung von der Oberfläche der Muskulatur.

Die RABL'sche Angabe (XV, pag. 102 und Textfigur 10 pag. 103), dass die Rippen bei *Pristiurus* den transversalen Myosepten angehörig der Unterfläche des horizontalen Septums innig angeschlossen sind, besteht also nur für das Rippenende zu Recht.

Im Wesentlichen gleiche Verhältnisse zeigt *Scyllium canicula* (Fig. III). Auch hier ist die Rippe (*R*) zunächst der Dorsalseite des Horizontalseptums (*S.hor*) angeschlossen, zieht dann durch dasselbe hindurch, und liegt eine Strecke weit seiner Ventralseite an. Das

Fig. III.



*Scyllium canicula*. 34 mm. Querschnitt. 86/1. Zur Orientirung vergleiche Fig. XIX pag. 208, wo allerdings die andere Seite des Querschnitts dargestellt ist. Der Schnitt zeigt die Lagerung der Rippen zum horizontalen Septum (*S.hor*). *R* Anfangsstück einer Rippe. *R'* Endstück der vorhergehenden Rippe. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

Ende der Rippe (*R'*) entfernt sich aber allmählich von dem dorsalwärts abbiegenden horizontalen Septum und dringt damit tiefer in das ihr zugehörige ventrale Transversalseptum (*S.trsv.v*) ein. Ein Stück unterhalb der Seitenlinie erreicht die Rippe die Oberfläche der Muskulatur und wird hier nach Entfernung des Integuments von außen her sichtbar<sup>1</sup>.

Die Rippenenden bilden äußerlich eine Grenzlinie zwischen einem dorsalen und einem ventralen Theil der ventralen Rumpfmuskulatur. Diese Scheidung entspricht jedoch keineswegs einer inneren Gliederung derselben. Eine solche ist, wie wir durch GOETTE und HUMPHRY<sup>2</sup> wissen, unabhängig von den Rippen. Sie kommt hier, wie bei den übrigen Squaliden, zu Stande durch ein bindegewebiges Septum (Fig. XVIII pag. 207 und Fig. XIX pag. 208 a),

<sup>1</sup> Vgl. F. MAURER, Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodeln Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII. pag. 148 und Taf. IV Fig. 10.

<sup>2</sup> HUMPHRY, The muscles of the Smooth Dog-fish (*Mustelus laevis*). Journal of Anatomy and Physiology. Vol. VI. 1872.



das unterhalb der Rippenenden entsprechend einer Knickung der ventralen Transversalsepten an der Oberfläche beginnt und schräg ventral- und medialwärts ziehend, einen dorsalen (= »latero-ventral«) (*P.l-v*) und einen ventralen (= »medio-ventral«) (*P.m-v*) Abschnitt der ventralen Rumpfmuskulatur von einander sondert.

Nur auf geringerer Länge der Rippen beruht die unbedeutende Abweichung, die wir bei *Mustelus vulgaris* gegenüber dem eben geschilderten Verhalten finden. Die Rippen gelangen hier mit ihren Enden nicht mehr an die Ventralseite des Horizontalseptums. Ihr lateraler Abschnitt liegt genau innerhalb des letzteren an der Kreuzungsstelle mit dem entsprechenden Transversalseptum. Verfolgen wir von hier aus die Rippe auf die Wirbelsäule zu, so sehen wir, dass sie allmählich ihre Lagerung ändert und an die Dorsalseite des Horizontalseptums gelangt (Fig. XVIII pag. 207 *O.R.*). Sie liegt dann genau wie der entsprechende Theil der Rippe von Scyllium und Pristiurus. Hauptsächlich dient sie also hier dem dorsalen Transversalseptum. Sie wird aber auch dem entsprechenden Ventralseptum zu Gute kommen.

Der Anschluss an das Horizontalseptum bleibt bei den Selachiern (Squaliden) auch für die hintersten Rippen bestehen. Diese Thatsache widerlegt die oben (pag. 147) erwähnte Auffassung von BALFOUR und PARKER, dass die Selachierrippen Antheil hätten an der Bildung der Hämalbögen. Die Processus spinosi derselben sollten durch Verschmelzung je eines Rippenpaares mit dem von den zugehörigen Basalstümpfen gebildeten eigentlichen Bögen zu Stande kommen. Der Ort der Rippen liegt aber so weit über dem Ort der Processus spinosi, dass an eine Beziehung zwischen beiden Bildungen nicht gedacht werden kann. Wohl aber sind die Hämalbögen der Selachier als die Homologa derjenigen der Ganoiden und Dipnoer aufzufassen. Nach dem oben Bemerkten enthalten sie wie diese offenbar auch die Äquivalente von Pleuralbögen, die in einzelnen Fällen sich sogar noch selbständig erhalten können (pag. 153).

### c. Die Rippen der Teleostier.

An dritter Stelle wenden wir uns zu den *Teleostiern*. Wir unterscheiden hier dreierlei Theile, die der Rumpfmuskulatur zur Stütze dienen, nämlich erstlich die Pleuralbögen, dann die Fleischgräten, endlich die oben bereits erwähnten Cartilagines intermusculares.

Die Verhältnisse der Pleuralbögen sind zur Geringe bekannt. Jeder weiß, dass sie eben so wie bei den Ganoiden und Dipnoern an Basalstümpfe angefügt sind, die rechts und links von der Aorta der *Elastica chordae ventral* ansitzen. Am Schwanz vereinigen sich die Basalstümpfe zu den Hämalbögen. Die Frage nach der Betheiligung der Pleuralbögen an diesen Theilen soll gleich erörtert werden. Bei einigen Formen, z. B. bei dem Cyprinoiden *Rhodeus amarus*, kommt es zur Verschmelzung der Basalstümpfe mit den Basen der Neuralbögen seitlich von der Chorda. Dies trifft sich aber nur in den vorderen Regionen des Körpers, während hinten die primitiven Verhältnisse bewahrt bleiben. Wir haben hier also ähnliche Verhältnisse, wie sie sich auch bei den Rajiden ausgebildet haben<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> C. SCHEEL (XVI) fasst den Zustand im Vordertheil des *Rhodeus* als einen primitiven auf. Die Pleuralbögen der Teleostier gehören nach ihm zu Querfortsätzen (Parapophysen) der Neuralbögen, die in den hinteren Rumpftheilen bei *Rhodeus*, sowie im ganzen Körper bei anderen Formen (z. B. *Salmo*) sekundär ihre Verbindung mit den Neuralbögen aufgeben, und dann selbständige Anhänge der Wirbelsäule bilden. Zum unteren Bogensystem zugehörige Theile sollen dabei den Teleostiern in wohlentwickeltem Zustand fehlen, denn auch die caudalen unteren Bögen der Teleostier sind nach SCHEEL Bildungen der »Parapophysen« und nicht etwa den Hämalbögen der Selachier, Ganoiden, Urodelen homolog. Da ferner nach SCHEEL's Meinung die Urodelenrippen Abgliederungen von Querfortsätzen der Neuralbögen sind, so sollen die Rippen der Teleostier und die der Urodelen Homologa vorstellen.

Die Befestigung der Urodelenrippen an den Neuralbögen ist nun aber eine sekundäre Erwerbung, wie ich kürzlich durch die Untersuchung von Menobranchuslarven zeigen konnte (Zur Kenntniss der Amphibienrippen. Morph. Jahrb. Bd. XXII. Heft 3). Die Urodelenrippen sind homolog den Selachierrippen und haben also mit den Pleuralbögen der Teleostier nichts zu thun. Somit bleibt für SCHEEL nur übrig, den Knochenfischen eine ganz besondere, ihnen allein zukommende Rippengattung zuzusprechen, denn auch die Rippenbildungen der übrigen Fische können als Bildungen des unteren Bogensystems, wie aus SCHEEL's Ausführungen nothwendig folgt, mit den Teleostierrippen nichts zu thun haben. Eine derartige Annahme würde nur dann bewiesen sein, wenn man neben den rippentragenden »Parapophysen« noch Theile des primitiven unteren Bogensystems antröfe. SCHEEL findet Reste von solchen in einem die Aorta umfassenden Ligament, das jederseits von den Basen der Neuralbögen ausgeht. Es ist nun aber erstens ein ganz willkürliches Verfahren ein Band mit einem knorpeligen Skelettheil ohne Weiteres zu homologisiren, zweitens kommt ein entsprechendes Ligament auch bei *Acipenser*, *Calamoichthys*, Selachiern vor; es findet sich hier gleichzeitig mit den Bestandtheilen des unteren Bogensystems, kann ihnen also nicht homolog sein.

Die SCHEEL'sche Anschauung von den Teleostierrippen entbehrt also der Begründung. Wir haben demnach keine Veranlassung, von der oben mitgetheilten, allgemein vertretenen Ansicht abzugehen.

Was nun die Beurtheilung der Hämalbögen des Teleostierschwanzes betrifft, so ist bereits in der Einleitung (pag. 147) auf die beiden bekannten Auffassungen dieser Theile hingewiesen worden. Nach der einen (JOHANNES MÜLLER, GEGENBAUR, GRASSI) betheiligen sich die Pleuralbögen nicht an ihrem Aufbau, nach der anderen (AUGUST MÜLLER, GOETTE) bilden die Pleuralbögen durch paarweise Verschmelzung ihre Processus spinosi. Dazu kommt noch drittens die von SCHEEL (XVI) ausgesprochene Ansicht, dass die Pleuralbögen am Hämalbogen selbst nicht bloß am Processus spinosus desselben Antheil haben.

Gegenüber der letzteren Meinung wird man zu berücksichtigen haben, dass gerade bei den Salmoniden neben den ersten geschlossenen Hämalbögen noch Pleuralbögen vorkommen. SCHEEL umgeht die daraus für ihn erwachsende Schwierigkeit, indem er die rudimentären Pleuralbögen des Schwanzes der Salmoniden nicht den vorderen Pleuralbögen gleich stellt, sondern sie als nachträgliche Bildungen, also als eine zweite Generation von Pleuralbögen ansieht. Es handelt sich hierbei um eine ganz unbewiesene Annahme. SCHEEL verweist allerdings auf den durch GOETTE bekannt gewordenen Unterschied in der Entwicklung der vorderen und der hinteren Pleuralbögen, dass letztere im Gegensatz zu den vorderen frühzeitig von den Basalstümpfen unabhängig sind. Diese Differenz erklärt sich aber als eine Abkürzung der Ontogenese der hinteren bereits rudimentären Pleuralbögen. Die SCHEEL'sche Auffassung der Hämalbögen scheint mir daher nichts für sich zu haben.

Schwieriger ist es dagegen, sich für eine der beiden ersten Beurtheilungsweisen der Hämalbögen der Teleostier zu entscheiden.

Untersucht man junge Salmoniden an horizontalen Längsschnitten, so findet man, wie Fig. 3 Taf. XIII zeigt, in dem letzten der Pleuralbögen enthaltenden Schwanzsegmente ein Paar von kurzen und dünnen Pleuralbögen (*P.b*) neben einem kurzen knöchernen Processus spinosus (*P.sp*) des zugehörigen Hämalbogens. Dieser Dornfortsatz liegt gerade in der Mitte des Septums (*S.sag.v*), das rechte und linke Seitenmuskulatur ventral von der Chorda von einander trennt. Die Pleuralbögen dagegen gehören den medialen Rändern der entsprechenden Transversalsepten (*S.trsv*) an. Sollen nun die folgenden Processus spinosi aus Pleuralbögen entstanden sein, so müsste für ihre Komponenten erst eine Verschiebung nach der Medianebene zu vorausgesetzt werden. Andererseits sehen wir an dem oben besprochenen Wirbel bereits den Beginn einer allerdings nur knöchernen



Dornfortsatzbildung; ferner beobachten wir an den hinteren knorpligen Dornfortsätzen keine Spur von Paarigkeit. Es erscheint mir daher naturgemäßer die Dornfortsätze als mediane unpaare Auswüchse der von den Basalstümpfen gebildeten Hämalbögen anzusehen und für sie damit die gleiche Genese anzunehmen, wie für die Processus spinosi der Neuralbögen. Danach hätten also die Pleuralbögen keinen Antheil an den Hämalbögen der Teleostier<sup>1</sup>.

Außer durch die Pleuralbögen wird die Seitenrumpfmuskulatur der Knochenfische durch die sog. Fleischgräten gestützt, die seit JOHANNES MÜLLER als Sehnenverknöcherungen den knorplig präformirten Rippen (resp. Pleuralbögen) gegenübergestellt werden. Freilich darf dabei nicht übersehen werden, dass auch die Pleuralbögen mancher Teleostier ganz oder theilweise einer knorpligen Anlage entbehren. Hier ist aber mit Sicherheit knorplige Präformation des Skelettheils als das ursprüngliche Verhalten anzunehmen.

Man unterscheidet im Allgemeinen drei verschiedene Paare von Fleischgräten, die allerdings nicht in allen Fällen gleichzeitig neben einander angetroffen werden (vgl. AUGUST MÜLLER und C. BRUCH). Letzteres ist der Fall bei den Clupeiden, wie Fig. XII pag. 200 zeigt. Die Gräten gehören den Transversalsepten an. Ein Paar von sog. »schiefen Rückengräten« (*Gr'*) durchsetzt schräg den dorsalen Theil der Seitenmuskulatur. In symmetrischer Anordnung zu ihnen durchziehen die »schiefen Bauchgräten« (*Gr''*) die ventrale Seitenmuskulatur unterhalb des Horizontalseptums. Der Dorsalseite des letzteren schließen sich endlich die »Seitengräten« (*Gr*) an. Sie sind damit gleichzeitig dem entsprechenden dorsalen Transversalseptum eingelagert.

In der Seitengräte von *Monacanthus penicilligerus* hat nun aber GOETTE hyalinen Knorpel nachgewiesen. Der Skelettheil bestand bei einem jungen Exemplar dieser Art in seinem basalen Theil aus einem Gerüstwerk von Knochensubstanz, das hyalinen Knorpel umschloss.

Ähnliche Verhältnisse boten auch junge Exemplare von *Monacanthus fronticinctus*, die ich Herrn Professor Dr. HILGENDORF verdanke. Pleuralbögen fehlen wie bei *M. penicilligerus*. Die »Seitengräten« fanden sich vom zweiten Wirbel ab im Bereich des Rumpfes und des vorderen Schwanzabschnittes. Die erste Gräte befestigte

---

<sup>1</sup> Wie die vielfach vorkommende ventrale Gabelung der Hämalbögen aufzufassen ist, bliebe noch festzustellen.



sich an der Außenseite des Neuralbogens ihres Wirbels. Alle anderen waren den Endstücken der lang ausgezogenen Basalstümpfe resp. der Außenseite der Hämalbögen durch Bänder verbunden (Fig. XV pag. 204). Bei einem 16 mm langen Exemplar war das erste Paar, sowie die caudalen Paare der Seitengräte rein knöchern. An den übrigen Gräten zeigte die Knochensubstanz in der Nähe der Basalstümpfe Aushöhlungen, die von Knorpelgewebe eingenommen waren. Im Übrigen, d. h. in ihrem größten Theil waren die Gräten massiv knöchern.

Bei einem 27 mm langen Exemplar war mit dem Wachstum der Gräte in ihrem basalen Theil eine entsprechende Vermehrung des Knorpelgewebes eingetreten (Fig. 4 Taf. XIII). Hier zeigte der Querschnitt des knöchernen Antheils ganz unregelmäßige Gestaltung (*O.R.*). Er erschien winklig gebogen oder abgeplattet mit leistenartigen Erhebungen. Die dadurch vom Knochengewebe gebildeten Winkel waren ausgefüllt von hyalinem Knorpel, der durch reichliche Ausbildung der Intercellularsubstanz ganz demjenigen glich, den die Wirbelkörper, Basalstümpfe (*B*) und Neuralbögen enthielten.

Die Betheiligung von Knorpelgewebe am Aufbau der Seitengräte von *Monacanthus* trennt dieselbe von den eigentlichen Gräten, bei denen noch nirgends Knorpel nachgewiesen wurde. Da sie auf der anderen Seite eben so gelagert ist, wie die oberen Rippen der *Crossopterygier* und *Selachier*, so ist sie diesen zu homologisiren, wie bereits *GOETTE* erkannt hat.

Wir wenden uns jetzt zur Prüfung der *BRUCH'schen* »*Cartilagines intermusculares*«, deren Existenz für die *Salmoniden* durch *GRASSI* bestätigt worden ist.

Bei einer einjährigen (5 cm langen) *Forelle*, die auf Querschnitten untersucht wurde, fanden sich die fraglichen Knorpel im Bereich des Rumpfes als kurze Stäbe der Dorsalseite des horizontalen Septums angeschlossen. Sie gehören gleichzeitig je einem der dorsalen Transversalsepten an (Fig. 5 Taf. XIII und Fig. XI pag. 200 *O.R.*). Die medialen Enden der Knorpelstücke lagen etwa in der Mitte zwischen der Wirbelsäule und der Einkerbung, die der Seitenlinie entsprechend, die Trennung der dorsalen und der ventralen Seitenmuskulatur äußerlich andeutet (Fig. XI). Die lateralen Enden lagen dicht am Grund dieser Einkerbung und zeigten eine leichte Anschwellung. Gegen die Wirbelsäule zu setzte jeden Knorpel ein Bindegewebsstrang fort, der am obersten Theil des Basalstumpfes Befestigung nahm. Knochengewebe fand sich in seiner Nähe nicht. Bekanntlich fehlen

ja den Salmoniden die Seitengräten. Ihnen kommen am Rumpf nur schiefe Rückengräten zu.

Die Frage, ob die besprochenen Knorpel in Entwicklung begriffene Theile oder nur Reste früher stärkerer Bildungen sind, entscheidet sich leicht in letzterem Sinne bei der Untersuchung jüngerer Thiere. Wie auf pag. 183 ausgeführt wird, sind sie nämlich bei 2,4 mm langen Forellen verhältnismäßig mächtiger entwickelt als später. Sie erfahren also auch in der Ontogenese eine relative Rückbildung.

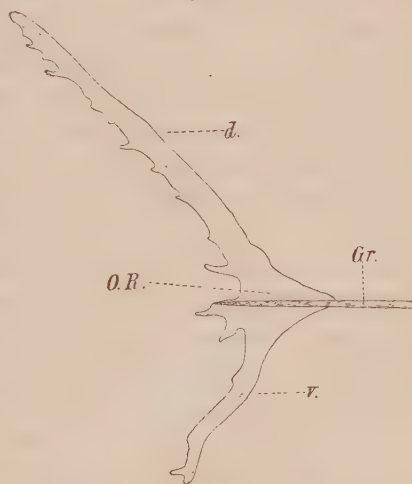
Das Verhalten der Cartilagine laterales zeigt, dass sie den oberen Rippen der Crossopterygier und Selachier homolog sind. Allerdings besteht eine geringe Abweichung von dem Verhalten der Selachierrippe. Im Bereich der Cartilago intermuscularis der Salmoniden liegt bei den Selachiern die Rippe an der Ventralseite des Horizontalseptums. Bei dem verschiedenen Verhalten der einzelnen Abschnitte der letzteren zum horizontalen Septum kann aber unmöglich auf diesen Unterschied Gewicht gelegt werden.

Wenn auch BRUCH die eben festgestellte Homologie nicht erkannte, da ihm augenscheinlich die Selachierrippe nicht genauer bekannt war, so kam er doch auf den Gedanken der Homologie seiner Cartilagine intermusculares mit den Rippen der höheren Wirbelthiere, die, wie wir jetzt wissen, denen der Selachier homolog sind. Er wagt aber seine Idee nicht festzuhalten, vor Allem wegen der unregelmäßigen und auf den ersten Blick in der That befremdenden Gestaltung der Cartilagine intermusculares der Clupeiden.

Präparirt man nämlich bei *Clupea harengus* ein transversales Septum frei, indem man die vorhergehenden Myomeren entfernt, so findet man in ihm ein winkelig gebogenes, plattes Knorpelstück eingelagert, die Cartilago intermuscularis BRUCH's (Fig. IV).

Bekanntlich hat sich bei den Teleostiern wie auch bei den Ga-

Fig. IV.



*Clupea harengus*. Freilegelegter Rest einer oberen Rippe (Cartilago intermuscularis BRUCH's) (O R).  
11/1. d dorsaler, v ventraler Schenkel derselben.  
Gr Seitengräte.

noiden in der Nähe der Seitenlinie eine Muskelschicht von der Hauptmasse der dorsalen und ventralen Seitenmuskulatur gesondert. Dieser Muskel der Seitenlinie ist entsprechend der gesamten Stammesmuskulatur in einzelne Folgestücke gegliedert. Er ist bei den Clupeiden auffallend stark entfaltet (vgl. Fig. XII pag. 200 *M.I.*). Die Cartilago intermuscularis (*O.R.*) liegt nun gerade an der medialen Grenze des Seitenlinienmuskels. Der von ihr gebildete Winkel ist lateral- und caudalwärts offen. Seine Spitze liegt im Horizontalseptum und zieht in ihm ein kurzes Stück medialwärts gegen die Wirbelsäule zu. Der dorsale Schenkel des Winkels (*d*) ist bedeutend länger als der ventrale (*v*). Der ganze äußere Rand des Knorpelstückes ist mit unregelmäßigen Vorsprüngen besetzt. Endlich ist noch zu erwähnen, dass das Ende der starken Seitengräte (*Gr*) dem Mittelstück des Knorpels anliegt, und zwar der nach innen und hinten gekehrten Fläche desselben.

Das genauere Verhalten der Seitengräte zum Knorpel wurde an einer kleineren Clupeidenspecies (*Engraulis?* genauer untersucht (Fig. 6 Taf. XIII). Es zeigten sich hier im Allgemeinen genau die gleichen Verhältnisse wie beim Hering. Die Seitengräte (*Gr*) war ein massiver Knochenstab, der mit dem Knochenbelag des oberen Pleuralbogenendes zusammenhing. In ihr fand sich keine Spur von Knorpel, während die stark entwickelten, beinahe bis zur ventralen Mittellinie herabreichenden Pleuralbögen (Fig. XII *Plb*) noch in ganzer Ausdehnung Knorpel enthielten. Das spitz auslaufende Ende der Seitengräte ruhte in einer flachen Rinne der Cartilago intermuscularis (*O.R.*). Es berührte aber den Knorpel nicht unmittelbar. Zwischen beiden befand sich vielmehr eine nicht unbeträchtliche Bindegewebsschicht. Das Grätenende verhielt sich also zu dem Knorpelstück wie ein Deckknochen zu seiner knorpeligen Grundlage.

Das Mittelstück der Cartilago intermuscularis der Clupeiden findet sich genau eben so gelagert, wie der Rest der oberen Rippen bei den Salmoniden. Man wird also nicht anstehen, beide Knorpel mit einander zu homologisiren. Die Aussendung der beiden langen Ausläufer kann nicht gegen diese Beurtheilung angeführt werden. Wir werden sehen, dass das Ende der Rippenanlage bei jungen Salmonen sich in der gleichen Lage findet, wie der obere Schenkel des Clupeidenknorpels. Die weitere Ausbildung desselben, das Hinzukommen eines ventralen Schenkels, steht zweifelsohne in Zusammenhang mit der starken Entfaltung des Seitenlinienmuskels, in dessen Dienst das gesamte Knorpelstück steht. Die Cartilago intermuscularis der

Clupeiden ist demnach als das gegabelte Ende einer früher mächtiger ausgebildeten oberen Rippe anzusehen.

Das gleichzeitige Vorkommen dem primären Skelet angehöriger oberer und unterer Rippen ist also auch bei Teleostiern erwiesen. Da wir Reste oberer Rippen bei ganz verschiedenen Arten von Knochenfischen antreffen, so ist anzunehmen dass obere Rippen ursprünglich ein gemeinsamer Besitz aller Vertreter dieser Ordnung gewesen sind.

In welchem Verhältnis steht nun die Seitengräte zur knorpeligen oberen Rippe? Außer bei *Monacanthus*, vielleicht auch noch bei verwandten Arten, finden wir, so weit bekannt, nirgend seine Beteiligung von Knorpelgewebe am Aufbau der Seitengräte. Dieselbe ist von Anfang an rein knöchern. Auch da, wo sie mit Resten knorpeliger oberer Rippen zusammentrifft, bleibt sie selbständig. Mit Recht wird man daher die Seitengräte der Knochenfische als eine den übrigen Gräten gleichwerthige Bildung betrachten und sie als eine »Sehnenverknöcherung« den oberen Rippen als einem Bestandtheil des primordialen Skelets gegenüberstellen. Beide Theile stehen in Konkurrenz mit einander. Das Auftreten der Seitengräte bringt die knorpeligen oberen Rippen zum Schwund.

Das Verhalten der sog. Seitengräten von *Monacanthus* zwingt uns, wie schon oben ausgeführt wurde, dieselben von den eigentlichen Gräten zu trennen und den oberen Rippen zu homologisiren. Die innige Verquickung von Knorpel- und Knochengewebe, die wir in ihr antrafen, ist, wie bereits GOETTE zeigte, eine Eigenthümlichkeit des *Monacanthidenskelets*. In gleicher Weise, wie die Gräte, bauen sich auch die Wirbelkörper, Basalstümpfe, Neuralbögen aus einem von Knorpel ausgefülltem Knochengerüst auf.

Funktionell vertritt die Seitengräte völlig die obere Rippe. Hauptsächlich dient sie der dorsalen Seitenmuskulatur, aber auch für den ventralen Theil derselben kommt sie als Stütze zur Geltung, für letzteren ganz besonders in den Fällen, in welchen die Pleuralbögen zurückgebildet sind. Auch die Seitengräten können fehlen, wie das Beispiel der Salmoniden zeigt.

Nachdem nun bei *Calamoichthys* und bei Teleostiern das gleichzeitige Vorkommen oberer und unterer Rippen, die beide dem primären Skelet angehören, sichergestellt ist, kann an der Zweitheit der Rippenbildungen nicht mehr



gezweifelt werden. Beide Rippenarten gehen von den Basalstümpfen aus und liegen in den Transversalsepten, die unteren Rippen (Pleuralbögen) in deren medialen Rändern, die oberen im Anschluss an das Horizontalseptum. Außer für die Crossopterygier und Teleostier muss das gleichzeitige Vorkommen beider Rippenarten voraussichtlich auch für die Selachier als das Ursprüngliche gelten. Die Mehrzahl der Ganoiden und die Dipnoer dagegen sind augenscheinlich von jeher nur im Besitz von unteren Rippen gewesen, denn sie weisen keinerlei Reste oberer Rippen auf.

Wenn wir uns jetzt noch fragen, ob einer der beiden Rippenarten ein höheres phylogenetisches Alter zukommt, als der anderen, so können wir die Vermuthung aussprechen, dass die unteren Rippen ursprünglichere Bildungen vorstellen, als die oberen. Dadurch würde es verständlich sein, dass wir wohl Formen kennen, die untere Rippen besitzen ohne jeden Hinweis auf früheren Besitz von oberen Rippen, aber nicht den umgekehrten Fall antreffen. Ferner ist die Existenz der oberen Rippen offenbar abhängig von dem Bestehen des horizontalen Septums. Dieses ist aber eine verhältnismäßig späte Erwerbung, die, wie wir durch RABL wissen, den niedersten Fischen (Amphioxus, Cyclostomen) noch abgeht. Auch in diesem primitiven Zustand der Muskulatur würden aber die Bedingungen für die Existenz unterer Rippen bestehen.

Dass sich bei *Chimaera monstrosa* Basalstümpfe ohne Rippen finden, ist bekannt. Jedenfalls hat sich hier ein primitiver Zustand erhalten. Auf ihn weisen noch die Thatsachen der Ontogenese bei den höheren Fischen hin, indem stets die Anlage des Basalstumpfes der Rippenanlage voraus eilt.

## II. Theil.

### Die Entwicklungsgeschichte der Rippen.

An zweiter Stelle soll uns die Phylogenese der Rippen beschäftigen. Man kann sich vorstellen, dass die Rippen als Verlängerungen der primitiven Basalstümpfe allmählich in die Myosepten hineingewachsen sind und erst später sich abgegliedert haben. GEGENBAUR und GOETTE vertreten diese Ansicht.

Naturgemäß kann uns nur die Ontogenese bestimmte Anhaltspunkte in dieser Hinsicht geben. GOETTE, dessen Beobachtungen von BALFOUR bestätigt wurden, fand nun bei den Selachiern die

embryonale Anlage der Rippe in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Basalstumpfknochen, der sie trägt. Dabei wird die Rippe durch ihre spätere Ausbildung gegenüber dem Basalstumpf als jüngerer Theil charakterisirt. So konnte GOETTE durch die entwicklungsgeschichtlichen Befunde seine Auffassung der Rippen begründen.

Genau das Gegentheil beschreibt nun aber RABL für *Pristiurus*. Die Rippen sollen sich hier, unabhängig von der Wirbelsäule, entwickeln. Demgemäß fasst RABL die Rippen der Selachier und eben so deren Homologa bei den höheren Formen als selbständige Bildungen auf und vertritt damit eine Anschauung, die bereits HASSE und BORN ausgesprochen haben.

Der auffallende Unterschied der Befunde GOETTE's und BALFOUR's von denen RABL's macht eine Nachprüfung der Rippenentwicklung der Selachier nothwendig, ehe wir uns über die Phylogenese der oberen Rippen aussprechen können. Auch die Genese der oberen Rippen bei Teleostiern wird untersucht werden müssen.

Ähnlichen Differenzen begegnen wir in den Arbeiten über die Ontogenese der unteren Rippen (Pleuralbögen). Nachdem schon AUGUST MÜLLER bei jungen Exemplaren von *Esox lucius* kontinuierlichen Zusammenhang zwischen Rippe und Basalstumpf festgestellt hatte, konnte GOETTE bei *Anguilla*, besonders aber bei *Salmo* nachweisen, dass die Rippenanlage bereits vom ersten Auftreten an mit dem Basalstumpf in Verbindung steht. Neuerdings hat SCHEEL bei *Rhedeus* und *Salmo* im Allgemeinen die GOETTE'schen Resultate bestätigt, wenn er auch die rippentragenden Fortsätze der Wirbelsäule falsch gedeutet hat (vgl. pag. 159). Ferner haben BALFOUR und PARKER für *Lepidosteus* die ursprüngliche Einheit von Rippe und Basalstumpf sehr wahrscheinlich gemacht. So könnte man mit Recht auch die unteren Rippen als Abgliederungen der Basalstümpfe auffassen.

Nun leugnet aber GRASSI in seiner sorgfältigen Untersuchung über die Entwicklung der Teleostierwirbelsäule den ursprünglichen Zusammenhang von Basalstumpf und Pleuralbogen. Er meint, dass anfänglich zwischen beiden eine dünne Schicht embryonalen Bindegewebes liege<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> l. c. pag. 37. Nè' teleostei si può dire che le coste hanno origine indipendente dagli archi, se si parla di coste soltanto allora quando si è già formata cartilagine, o sostanza osteoide.

Nel luccio e nel salmone, tra l'arco trasverso e la costa, nel primo momento resta un sottile strato di tessuto connettivo embrionale.

Dadurch wird wieder die Beurtheilung der unteren Rippen in Frage gestellt. Auch mit ihrer Ontogenese werden wir uns also befassen müssen.

### a. Die Entwicklung der oberen Rippen.

#### 1) *Selachier*.

Wir beginnen mit der Untersuchung der Rippenentwicklung bei den Selachiern. Es standen mir Embryonen von *Mustelus vulgaris*, *Scyllium canicula*, *Pristiurus melanostomus* und *Torpedo ocellata*<sup>1</sup> zur Verfügung. Am eingehendsten konnte *Mustelus* untersucht werden.

Die jüngsten in meinem Besitz befindlichen Embryonen von *Mustelus vulgaris* besaßen eine Körperlänge von 21 bis 23 mm. Sie wurden an Querschnitten und horizontalen Längsschnitten untersucht.

In dem bezeichneten Stadium (Fig. 7 Taf. XIV ist die Chorda dorsalis (*Ch*) noch von einer zellfreien Chordascheide umschlossen, der nach außen zu eine ganz kontinuierliche *Elastica* anliegt<sup>2</sup>. Der *Elastica* sitzen ein dorsales und ein ventrales Paar von Längsleisten unmittelbar auf (*L* und *L'*). Das dorsale Paar entspricht seiner Lage nach den Basen der später sich sondernden Neuralbögen. Im ventralen kommen später die Basalstümpfe zur Entwicklung. Vorläufig ist aber noch nichts von einer Segmentirung der Leisten bemerkbar (Fig. 8 Taf. XIV *L*). Sie bestehen aus dicht an einander gedrängten Elementen mit annähernd kugligen Kernen. Dorsale und ventrale Leisten stehen ferner seitlich von der Chorda durch Gewebe in Zusammenhang, das dem der Leisten selbst gleicht (Fig. 7). Schwächere Brücken setzen die dorsalen Leisten wie die ventralen unter sich in Verbindung.

Diese Verhältnisse sind bereits durch BALFOUR, dann eingehend durch RABL bekannt geworden.

Sehen wir uns jetzt die Rumpfmuskulatur (*M*) an. Wir finden zunächst, dass eine Trennung in einen dorsalen und ventralen Theil noch nicht eingetreten ist. Eine gegen die Wirbelsäule gerichtete

<sup>1</sup> Die Selachierembryonen waren mir von der Zoologischen Station zu Neapel geliefert. Sie waren mit Sublimat und Sublimat-Pikrinsäure konservirt und befanden sich in vorzüglichem Erhaltungszustand.

<sup>2</sup> Für die Beurtheilung und Bezeichnung der Chordahüllen verweise ich auf: H. KLAATSCH, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. I und II. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. Heft 4 und Bd. XX. Heft 2. Leipzig 1893.

Einbiegung markirt aber bereits die Stelle der späteren Scheidung (Fig. 7 bei *N.I.*). Horizontale Längsschnitte durch das Niveau der Chorda dorsalis zeigen die Myomeren in Gestalt von Dreiecken (Fig. 8 *M*), deren eine Ecke gegen die Chorda zu gerichtet ist. Mit den beiden anderen Ecken berühren sich die benachbarten Dreiecke. Naturgemäß haben auch die Myosepten die Form von Dreiecken, die aber eine gerade umgekehrte Orientirung zeigen, wie die Myokommata. Zwischen Muskulatur und Wirbelsäule liegt ein verhältnismäßig breiter Raum.

Das Gewebe der Myosepten besteht im lateralen Theil derselben aus dicht angeordneten Zellen. Gegen die Wirbelsäule zu nimmt das Gewebe den Charakter des embryonalen Bindegewebes an. Vielfach sind die Elemente mit ihren Längsachsen parallel zur Wirbelsäule eingestellt.

Entsprechend jedem Septum geht nun jederseits von den oben geschilderten ventralen Leisten ein Strang aus, dessen Elemente ganz vollkommen übereinstimmen mit denen der Leisten selbst (Fig. 8 *B—R*). Er hebt sich scharf ab gegen das embryonale Bindegewebe in der Umgebung der Wirbelsäule, der Strang zieht lateral- und gleichzeitig etwas caudalwärts. Er durchsetzt den Raum zwischen dem ventralwärts herabsteigenden Stamme des Spinalnerven (*Spn*) und der von der Aorta dorsalwärts aufsteigenden Arteria intervertebralis (*A.interv*). Er gelangt schließlich in das benachbarte Myoseptum, zieht durch das embryonale Bindegewebe des medialen Abschnittes desselben hindurch und verschmilzt mit dem dichten Gewebe, das die lateralen Theile des Septums bildet. Eine Prüfung der Querschnitte (Fig. 7) bestätigt, dass der Strang (*A*) völlig in das septale Gewebe aufgeht. Zu erwähnen ist schließlich noch, dass die Elemente des Stranges beim Eintritt in das Myoseptum sich etwas in die Länge ziehen und dabei vielfach in der Verlaufsrichtung der Muskelfasern angeordnet sind.

Von Wichtigkeit ist, dass das geschilderte Verhalten sich im Bereich des ganzen Rumpfes nachweisen lässt, d. h. so weit als bei meinen älteren Mustelusembryonen Rippen angetroffen wurden.

Es ist aus dem Vergleich mit älteren Stadien klar, dass in dem Strang zum Theil die Anlage der Rippe enthalten ist. Diese Anlage ist aber, wie wir sehen, ganz kontinuierlich verbunden mit Theilen, die später den Basalstumpf darstellen. Wir können noch nicht sagen, an welcher Stelle später die Trennung zwischen Basalstumpf und Rippe eintreten wird. Andererseits ist beachtenswerth,



dass die Rippenanlage an ihrem Ende noch nicht gesondert ist von dem septalen Gewebe. Wir finden also die medialen Theile der Rippenanlage früher entwickelt als die lateralen.

Einen nicht unerheblichen Fortschritt in der Ausbildung der Rippen zeigen Embryonen von 26 mm Länge.

Zunächst wollen wir hervorheben, dass die Muskulatur hier bereits durch Ausbildung des horizontalen Septums in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt geschieden ist. Auf die weiteren Veränderungen, die die Rumpfmuskulatur gegenüber dem vorher besprochenen Stadium erlitten hat, wollen wir nicht eingehen. Betont muss aber werden, dass das Gewebe der Myosepten jetzt durchweg aus locker gefügtem Bindegewebe besteht. Die dichte Anordnung des Gewebes, die im vorigen Stadium die lateralen Theile der Septen zeigten, hat sich also nunmehr gelockert.

An der Wirbelsäule hat die Einwanderung von Zellen durch die *Elastica* in die Chordascheide hinein begonnen. Entsprechend den vier der Chorda aufsitzenden Leisten zeigt die *Elastica* vielfache Durchbrechungen zum Durchlass der in die Scheide eindringenden Elemente (vgl. KLAATSCH, l. c.). Der Innenfläche der *Elastica* liegt bereits eine Lage dieser Zellen an. Die Leisten selbst haben sich kaum verändert. Von einer Segmentirung ist noch nichts zu bemerken.

Die Basalstumpf-Rippenanlage hat sich jetzt weiter lateralwärts ausgedehnt. Wie im vorigen Stadium ziehen sich die ventralen Leisten, entsprechend jedem Transversalseptum, in einen Zellenstrang aus, der schräg lateral- und caudalwärts gerichtet, zwischen den *Vasa intervertebralia* und dem dorso-ventral verlaufenden Spinalnervstamm hindurchtritt. Beim Passiren des Raumes zwischen den genannten Theilen verdünnt sich der Strang etwas. Er erreicht die Muskulatur und zieht hier von der Schnittlinie des entsprechenden transversalen und des horizontalen Myoseptums weiter lateralwärts bis in die Nähe der Oberfläche der Muskulatur.

Während wir vorher das Ende der Rippenanlage noch nicht vom intermuskulären Gewebe gesondert fanden, ist hier die Differenzirung eingetreten. Aus dem indifferenten Bildungsgewebe hat sich einmal die Anlage des Rippenendes, andererseits Bindegewebe entwickelt. Vor Allem aber müssen wir wieder den vollkommenen Zusammenhang von Rippen- und Basalstumpfanlage betonen, der eine Grenze zwischen beiden Theilen nicht bestimmen lässt.

Histologisch besteht der beschriebene Strang zunächst aus den

gleichen Elementen, wie sie die Leisten zusammensetzen. Innerhalb der Myosepten ändert sich das Verhalten der Zellen in so fern, als die meisten Kerne aus der kugligen Form in eine mehr eiförmige oder spindelförmige Gestaltung übergehen. Die Längsachse der Kerne, und damit auch die der zu ihnen gehörigen Zellen verläuft in ausgesprochener Weise gleichgerichtet mit der Verlaufsrichtung der Muskelfasern der Myomeren. Das Gleiche gilt übrigens von den meisten der Bindegewebszellen der Transversalsepten. Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir dieses Verhalten auf den direkten Einfluss der Muskelkontraktionen des Embryos zurückführen, die in dem beschriebenen Sinne richtend auf die Stellung der Elemente der Septen einwirkt.

Eine wichtige Abweichung von der eben gegebenen Beschreibung des Zusammenhangs von Rippenanlage und Wirbelsäule fand sich an der letzten Rippe. Die betreffende Rippenanlage, aus dicht angeordneten Zellen bestehend, war von der ventralen Leiste getrennt. Nur ein etwas dichter Zug von Bindegewebe zog von ihrem medialen Ende gegen die Wirbelsäule hin. Bereits an der vorletzten Rippe war die Verbindung mit der ventralen Leiste durch lockere Anordnung der Zellen weniger deutlich ausgeprägt als vorn.

Während wir also noch im vorhergehenden Stadium in den hinteren Theilen des Rumpfes die gleichen Verhältnisse antrafen wie in den vorderen, hat sich hier durch die Lösung der letzten Rippenanlage von der ventralen Leiste eine Verschiedenheit herausgebildet. Die betreffende Anlage zeigt aber eine erheblich geringere Größe als die der vorderen Rippen. Sie erscheint diesen gegenüber als rudimentär. Eine Heranziehung des geschilderten Befundes zur Beurtheilung der Rippenbildung überhaupt ist daher nicht angängig.

Die bei Embryonen von 26 mm noch vermisste Segmentirung der Wirbelsäule hat bei Thieren von 27 mm bereits begonnen. Zwar fehlt sie noch im Bereich der Chordascheide, die nunmehr innerhalb der Elastica etwa drei Lagen der für sie charakteristischen langgestreckten, concentrisch angeordneten Zellen enthält. Innerhalb der Leisten hat aber die Abscheidung einer hyalinen Grundsubstanz zwischen den Zellen in den vertebralen Abschnitten begonnen, während sie in den intervertebralen Theilen derselben fehlt. Dadurch ist jetzt innerhalb der Leisten der Bereich der einzelnen Neuralbögen wie der einzelnen Basalstümpfe erkennbar. Die Entwicklung der Grundsubstanz beschränkt sich aber auf die nächste Nachbarschaft der Chorda. Sie nimmt in den ventralen Leisten, die uns künftighin

allein interessiren werden, ab, je mehr wir uns von der Chorda entfernen. Die in die Myosepten hineinziehenden, die Rippenanlagen enthaltenden Stränge haben sich dabei gegen früher gar nicht verändert. Von einer Schilderung derselben kann also Abstand genommen werden. Auch jetzt ist in ihnen eine Grenze zwischen Basalstumpf und Rippe nicht zu erkennen.

Selbst bei 35 mm langen Mustelusembryonen ist dies noch nicht möglich, trotz des hohen Entwicklungszustandes, den im Übrigen die Wirbelsäule bereits aufweist (Fig. 9 Taf. XIV). Hier ist auch im Bereich der Chordascheide eine Segmentirung eingetreten. Die vertebralen Abschnitte derselben unterscheiden sich durch den Beginn der Entwicklung von Intercellularsubstanz und durch erheblichere Dicke von den intervertebralen Theilen. Eine weitere Zunahme der hyalinen Grundsubstanz innerhalb der Leisten (*L*) lässt die vertebralen Abschnitte derselben im Vergleich zu den intervertebralen Theilen deutlich hervortreten. Die Kerne der bereits hyalinknorpeligen Theile erscheinen vielfach etwas kleiner als im vorhergehenden Zustand, färben sich auch vielfach homogen. Gehen wir innerhalb der einheitlichen Basalstumpf-Rippenanlagen (*B—R*) weiter lateralwärts, so sehen wir, dass sich die hyaline Grundsubstanz allmählich verliert. Die Kerne werden wieder etwas größer und weisen ein deutliches Chromatingerüst auf. Zwischen ihnen bemerkt man eine feinkörnige trübe Substanz. Im Bereich der Myosepten (*S*) ändert sich in ganz allmählichem Übergang das Verhalten derart, dass die Zellkerne des Stranges wieder etwas kleiner werden, dichter zusammengedrängt liegen und sich auch etwas intensiver färben. Von irgend welcher Grenze innerhalb der Basalstumpf-Rippenanlage ist aber noch immer keine Rede.

Die Verhältnisse ändern sich etwas bei 48 mm langen Thieren (Fig. 10 und 11 Taf. XIV).

Im Ganzen hat hier die Wirbelsäule ihre für die Haie charakteristischen Eigenschaften erreicht. In der dicken Chordascheide (*Ch-Sch*) hat sich in den vertebralen Abschnitten die hyaline Grundsubstanz zwischen den Elementen vermehrt, während sie intervertebral fehlt. Stärkere vertebrale Dickenentfaltung der Chordascheide bedingt vertebrale Einschnürungen der Chorda. In den der Wirbelsäule aufsitzenden Bogenanlagen hat die Entwicklung hyaliner Grundsubstanz weitere Fortschritte gemacht.

Hier ist nun auch in dem innerhalb der Muskulatur gelegenen Theil der Basalstumpf-Rippenanlage hyaline Grundsubstanz zwischen

den Elementen aufgetreten (*R*), freilich in geringerem Maße, als in der Basis (*B*). Sie fehlt noch am lateralen Ende der Anlage. Verfolgen wir von hier aus die Anlage gegen die Wirbelsäule zu, so bemerken wir, dass die hyaline Grundsubstanz entsprechend dem Raum zwischen Arteria intervertebralis (*A.interv*) und Spinalnerv (*Spn*) allmählich aufhört (*a*). Die Anlage wird medianwärts fortgesetzt durch Gewebe, das im Wesentlichen noch denselben Charakter bewahrt hat, den es an gleicher Stelle im vorher beschriebenen Stadium besaß. Zwischen den Kernen findet sich eine feinkörnige trübe Substanz. Vielfach gelingt es Zellgrenzen zwischen den Kernen als feine Linien wahrzunehmen. Man erkennt, dass man es mit polyedrischen, dicht an einander gelagerten Elementen zu thun hat, die also mit Bindegewebszellen nicht verwechselt werden können. Weiter medial geht das beschriebene Gewebe allmählich in den hyalinen Knorpel im Bereich der ventralen Leiste über (*B*).

Wie der Vergleich mit späteren Stadien zeigt, entspricht der in der Entwicklung zurückgebliebene Theil der Anlage (*a*) der Gegend der späteren Grenze zwischen Basalstumpf und Rippe. Wir können also hier annähernd den Bereich beider Theile innerhalb der gemeinsamen Anlage bestimmen.

Die eben gegebene Schilderung bezieht sich aber nur auf die vorderen Rippen. Untersuchen wir die hintersten Rippen, so finden wir sie zunächst histologisch etwas weniger weit entwickelt als die vorderen. Sie nehmen caudalwärts an Länge ab. Die letzte gehörte zu dem letzten Rumpfwirbel. Die letzten Rippen stehen nun nicht in direktem Zusammenhang mit den Basalstümpfen (Fig. 12 Taf. XV *R* und *B*). Sie liegen vielmehr frei im Gewebe des horizontalen Septums (*S.hor*) und bleiben ein erhebliches Stück von ihren Basalstümpfen entfernt. An der lateralen Fläche der letzteren sind sie durch Bindegewebe (*δ*) befestigt<sup>1</sup>.

Schon mehrfach sahen wir rudimentäre Rippen ohne intimeren Zusammenhang mit der Wirbelsäule. Auch hier haben wir es mit Theilen zu thun, die, wie ihre Größenverhältnisse zeigen, rudimentären Charakter besitzen. Die frühe Lösung ihres ursprünglichen Zusammenhanges mit den Basalstümpfen (s. pag. 169) erscheint daher als die Folge eingetretener Rückbildung.

Der älteste untersuchte Embryo maß 70 mm Länge (Fig. 13

<sup>1</sup> Mit diesen Befunden stimmen die Darstellungen, die RABL für die Rippen von *Pristiurus* giebt, überein (s. u.).



Taf. XIV). Bei der mächtigen Entfaltung der Chordascheide (*Ch-Sch*) können wir hier bereits von Wirbelkörpern sprechen. Ihr Knorpelgewebe hängt durch weite Lücken der Elastica (*El*) mit dem Knorpel der Neuralbögen (*N*) und Basalstümpfe (*B*) zusammen.

Untersucht man die Rippen (*R*), so findet man auch sie naturgemäß stärker, ihre Intercellularsubstanz mächtiger entfaltet als vorher. Zwischen Basalstumpf und Rippe erkennt man eine schmale Zone (*a*), in welcher die Elemente dichter an einander liegen als medial und lateral davon. Diese Zone ist etwa drei bis vier Zellen breit. Das Perichondrium zieht unbeeinflusst über sie hinweg. Untersucht man die kritische Stelle bei starker Vergrößerung und am besten an Präparaten, die mit Hämatoxylin gefärbt sind, so findet man, dass sich auch zwischen ihren Elementen die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels findet, wenn auch in dünneren Lagen als es in der Nachbarschaft der Fall ist. Diese Grundsubstanz geht, wie Fig. 14 Taf. XVI zeigt, medial in die des Basalstumpfes (*B*), lateral in die der Rippe (*R*) über. Auch die im vorherigen Stadium in der Entwicklung zurückgebliebene Zone (Fig. 11 *a*) hat sich also zu hyalinem Knorpel weiter entwickelt. Die Knorpelgrundsubstanz von Rippe und Basalstumpf hängen jetzt durch einen Bereich schwächerer Entfaltung kontinuierlich mit einander zusammen. Selbst hier besteht also die Einheit von Rippe und Basalstumpf noch fort.

Die verhältnismäßig späte und schwächere Ausbildung der Intercellularsubstanz an der Basalstumpf-Rippengrenze ist leicht als eine Wirkung der Muskelbewegungen zu verstehen. Die Kontraktionen der Seitenrumpfmuskulatur, die weiterhin, wie wir unten sehen werden, die Rippe völlig abgliedern, halten an der Stelle der späteren Lösung von vorn herein die Ausbildung einer festeren Grundsubstanz zurück und lassen sie nicht zu stärkerer Entwicklung gelangen.

Im Anschluss an die Untersuchung der Rippenentwicklung von *Mustelus*, wenden wir uns zur Prüfung der gleichen Frage bei *Pristiurus melanostomus*.

Das jüngste untersuchte Exemplar maß 24 mm. Es wurde in ganzer Länge in Querschnitte zerlegt (Fig. 15 Taf. XVI). Im Vergleich zu den Mustelusembryonen gleicher Größe ist hier die Entwicklung der Wirbelsäule schon weit vorgeschritten. Innerhalb

der scharf und deutlich hervortretenden *Elastica* (*El*) findet sich bereits eine starke zellige Chordascheide (*Ch-Sch*). In den Anlagen der Neuralbögen, eben so in den Basalstumpfanlagen (*B*) hat sich bereits hyaline Grundsubstanz entwickelt. Dasselbe gilt für die schon vollkommen differenzierten Rippenanlagen (*R*). Genau wie bei *Mustelus* stehen die Rippenanlagen in vollständigem Zusammenhang mit den Basalstumpfanlagen. Ich müsste die Schilderung des Befundes bei einem etwa 48 mm langen *Mustelus* wiederholen, wenn ich die Verhältnisse bei dem vorliegenden *Pristiurusembryo* darstellen wollte. Genau wie dort, ist in der gemeinsamen Anlage von Basalstumpf und Rippe der zwischen den *Vasa intervertebralia* und dem Spinalnerventamm liegende Abschnitt (*a*) in der Entwicklung etwas zurückgeblieben. Es fehlt hier noch die hyaline Zwischensubstanz. Der Raum zwischen den Kernen ist eingenommen von einer trüben, feinkörnigen Masse. Nach beiden Seiten hin, sowohl lateralwärts als gegen die Wirbelsäule zu ist der Übergang in die hyalinknorpiligen Abschnitte der Anlage ein ganz allmählicher. Die Zwischenzone ist aber hier schmaler als bei *Mustelus*. Eben so wenig wie dort wird man ihre Elemente mit Bindegewebe verwechseln können.

Diese Beschreibung gilt nicht nur für die Rippen des ganzen Rumpfes, sondern auch für die des Schwanzanfanges, die allmählich schwächer werdend bis zum fünften Schwanzwirbel angetroffen werden. Nur das letzterem angehörige Rippenrudiment, das eine ganz unbedeutende Anhäufung von Zellen darstellte, schien von dem Basalstumpf selbständig zu sein.

Ein 34 mm langer *Pristiurusembryo* wies an den Basalstumpf-Rippenanlagen im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse auf, wie der oben beschriebene 70 mm lange Embryo von *Mustelus*. Die Wirbelsäule war hier schon weit entwickelt (Fig. 16 Taf. XVI). In der verhältnismäßig mächtigen Chordascheide (*Ch-Sch*) hatte vertebral bereits die Abscheidung von hyaliner Grundsubstanz zwischen den Zellen begonnen. Die Intercellularsubstanz in den Bögen hat zugenommen. Der Theil der Basalstumpf-Rippenanlage, der zwischen *Vasa intervertebralia* und Spinalnerven gelegen, noch im vorigen Stadium in seiner Ausbildung zurückgeblieben war (*a*), hat jetzt die übrigen Theile der Anlage eingeholt, und hyaline Grundsubstanz zwischen seinen Elementen abgeschieden. Er markirt deutlich die spätere Grenze zwischen Basalstumpf und Rippe, indem hier die Zellen etwas dichter liegen als in der Nachbarschaft. Die Kerne

dieser etwa vier Zelllagen breiten Schicht besitzen vielfach ovale Form und sind mit ihren Längsachsen in die Ebene der späteren Trennung von Rippe und Basalstumpf eingestellt. Die hyaline Grundsubstanz zwischen diesen Elementen geht medial in die Grundsubstanz des Basalstumpfes (*B*), lateral in die der Rippe über (*R*). Also auch hier hängen Rippe und Basalstumpf kontinuierlich mit einander zusammen. Von der Existenz eines differenten Zwischengewebes ist nicht die Rede.

Genau das Gleiche gilt nun bei dem untersuchten Exemplar für sämtliche Schwanzrippen (Fig. 17 Taf. XV *R*). Es wurden hier sechs gezählt. Sie hängen mit den ventral bereits verlängerten Basalstümpfen (*B*) kontinuierlich zusammen. Nur liegen die Elemente an der Stelle der späteren Abgliederung (*a*) an den zwei letzten Rippen etwas dichter als es vorn der Fall war. In den auf den sechsten Schwanzwirbel folgenden Segmenten fanden sich entsprechend der Lage des horizontalen Septums ganz schwache Höcker an der Außenseite der Basalstümpfe.

Eine vollkommene Übereinstimmung mit den Thatsachen, die wir bei *Mustelus* und *Pristiurus* feststellen konnten, boten die Befunde bei Embryonen von *Scyllium canicula* (von 25 und 34 mm Länge). In den vorderen Rumpfabschnitten finden wir einheitliche Basalstumpf-Rippenanlagen. In den Theilen derselben, die in den ventralen Leisten liegen, hat sich bereits hyaline Grundsubstanz entwickelt. Das Gleiche gilt für den Bereich der späteren Rippe mit Ausnahme ihres lateralen Endes. Die spätere Abgliederungsstelle zeichnet sich auch hier dadurch aus, dass hyaline Grundsubstanz zwischen ihren Elementen noch fehlt.

Schließlich wollen wir noch unsere Befunde an Embryonen von *Torpedo ocellata* mittheilen.

Das jüngste untersuchte Exemplar maß 15 mm. Es war in eine Querschnittserie zerlegt, die ich Herrn Professor MAURER verdanke, und stellte den jüngsten Selachierembryo vor, der für meine Zwecke verworther werden konnte (Fig. 18 Taf. XVI).

Von einer zelligen Chordascheide war hier noch nichts wahrzunehmen. Die Chorda war von einem ganz dünnen hellen Saum umschlossen. Die vier leistenartigen Gewebsverdichtungen, die, wie

bekannt, der Chorda aufsitzend die Anlagen der Neuralbögen und Basalstümpfe enthalten, fehlen hier noch völlig. Wohl aber sind die Elemente in unmittelbarer Nachbarschaft der Chorda und zwar im Bereich ihres seitlichen Umfangs etwas dichter angeordnet als in der weiteren Umgebung. Genau entsprechend den Myosepten geht von diesen Gewebsanhäufungen ein breiter Strom von Zellen (*A*) aus, der gegen das locker gefügte embryonale Bindegewebe der Nachbarschaft nicht besonders scharf abgegrenzt ist. — Er verbindet die transversalen Myosepten mit dem perichordalen Gewebe.

Der nächst ältere untersuchte Torpedo-Embryo maß 20 mm. Die Chordascheide enthält hier bereits Zellen, die in der bekannten konzentrischen Anordnung etwa 4 Lagen bilden. Nach außen von der Chordascheide findet man die *Elastica*, die dorsal und ventral von der Chorda deutlich hervortritt, in den übrigen Theilen dagegen nur bei genauer Untersuchung in spärlichen Resten erkennbar ist. Immerhin genügen diese Spuren zur Bestimmung des Bereiches der zelligen Chordascheide<sup>1</sup>. Nach außen von der *Elastica* hat sich das skeletoblastische Gewebe zu den bekannten vier Leisten verdichtet. Die dorsalen und ventralen Leisten hängen seitlich von der Chorda durch eine ziemlich dicke Zellenlage zusammen. Die innerste Schicht der letzteren, sowie die basalen Theile der Leisten zeigen bereits zwischen den Zellen hyaline Grundsubstanz. Während im Bereich der Chordascheide eine Segmentirung noch nicht eingetreten ist, ist sie innerhalb der Leisten bereits ausgebildet. Vertebral hat sich die helle Intercellularsubstanz weiter ausgedehnt, als es intervertebral der Fall ist.

An Stelle der nur wenig scharf begrenzten Zellenmasse, die das perichordale Gewebe im vorher besprochenen Stadium mit den transversalen Myosepten in Zusammenhang setzt, gehen nun hier jederseits von den ventralen Leisten deutlich sich abhebende Zellenstränge aus, die schräg lateral- und gleichzeitig etwas caudalwärts ziehen. Ich brauche nach den bei den Squaliden gemachten Erfahrungen nicht erst darauf hinzuweisen, dass die Zellstränge die Basalstumpf-Rippenanlagen bilden. Jeder Strang besteht aus dicht an einander gelagerten Elementen der gleichen Art, wie sie die Theile der Leisten zusammensetzen, welche noch keine hyaline Grundsubstanz aufweisen. Er zieht, genau wie bei den Squaliden, zwischen dem Spinalnervstamm und den Vasa intervertebralia hindurch zu dem ihm ent-

---

<sup>1</sup> Vgl. H. KLAATSCH, l. c.



sprechenden transversalen Myoseptum. Hier geht er kontinuierlich in das Gewebe desselben über. In der Fortsetzung des Stranges ist das septale Gewebe besonders dicht und zeigt meist ovale Kerne, die mit ihren Längsachsen in der Verlaufsrichtung der Muskelfasern der Myomeren eingestellt sind. Weiter dorsal und ventral lockert sich innerhalb des Myoseptums das Zellengefüge etwas. Wie der Vergleich von Quer- und Horizontalschnitten lehrt, ist aber innerhalb der Muskulatur von einer abgegrenzten Rippenanlage noch nicht die Rede. Ein analoges Verhalten fanden wir auch bei den Squaliden. Nur war dort bei dem jüngsten untersuchten Embryo die Basalstumpf-Rippenanlage in den medialen Theilen der Septen bereits differenzirt, während das hier noch nicht der Fall ist. Bei Torpedo liegen uns also frühere Entwicklungsstadien vor. Übrigens fehlt hier noch die Ausbildung des horizontalen Myoseptums, wenn auch durch eine Einknickung der noch einheitlichen Muskelplatte die Stelle seines späteren Auftretens angezeigt ist.

In ihrer definitiven Länge finde ich die Rippen angelegt bei einem 24 mm langen Embryo.

Zur allgemeinen Charakterisirung des Entwicklungsstadiums sei bemerkt, dass hier auch in der stark verdickten Chordascheide eine Segmentirung aufgetreten ist; intervertebral finden sich ihre Elemente dichter angeordnet als vertebral. Die Ausbildung der hyalinen Grundsubstanz innerhalb der Leisten hat zugenommen. Das die dorsalen und ventralen Leisten seitlich von der Chorda mit einander verbindende Gewebe zeigt gleichfalls segmentale Differenzirung durch schwächere Ausbildung in den intervertebralen Bezirken. Die Muskulatur besitzt bereits im Wesentlichen die gleiche Anordnung, wie beim fertigen Thier.

Auch hier finden wir eine einheitliche Basalstumpf-Rippenanlage. Anders als im vorhergehenden Stadium können wir sie aber jetzt in die Transversalsepten hinein verfolgen. Das Gewebe derselben hat im Übrigen lockere Fügung angenommen und lässt dadurch die Rippenanlagen als Stränge dicht gedrängter Zellen scharf hervortreten. Hier ist sogar der Bereich der späteren Rippe innerhalb der einheitlichen Anlage bereits erkennbar. Auch in dem Rippenantheil ist nämlich hyaline Grundsubstanz aufgetreten, während sie in einer schmalen Zone, der späteren Abgliederungsstelle entsprechend, noch fehlt. Wie im Übrigen erkennen wir auch hierin eine Übereinstimmung mit dem Verhalten der Anlagen bei den Squaliden.

Es möge endlich hier noch erwähnt werden, dass sich in der

Schwanzregion nur noch eine Rippenanlage zeigt, die genau wie die vorderen Rippen in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem zugehörigen Basalstumpf stand, dieser hatte sich bereits mit dem anderen zu einem Hämalbogen vereinigt.

Suchen wir uns jetzt im Zusammenhang ein Bild von der Rippenentwicklung bei den Selachiern zu entwerfen. Es wird erlaubt sein, hierbei auch die jüngsten uns nur von *Torpedo* vorliegenden Entwicklungsstadien zu verwerthen.

Wir gehen aus von einem Zustand, in welchem gesonderte Skeletanlagen noch fehlen (*Torpedo* 15 mm). Hier steht jedes transversale Myoseptum mittels eines Bezirkes dichter Zellenanordnung mit dem perichordalen Gewebe in Zusammenhang. Letzteres zeichnet sich auch durch dichteres Gefüge vor dem Gewebe der weiteren Umgebung aus.

Weiterhin entstehen im perichordalen Gewebe die bekannten beiden Leistenpaare als erste Anlagen dorsaler und ventraler Bogenbildungen. Die Verbindung mit den Myosepten erhält sich dabei. Die Zellbrücken, die den Zusammenhang vermitteln, grenzen sich als Stränge schärfer gegen die Umgebung ab und bleiben medial in kontinuierlichem Zusammenhang mit den ventralen Leisten. Lateral gehen sie ohne Grenze in das noch indifferente Gewebe der Myosepten über.

In den ventralen Leisten sind die Anlagen der Basen der Basalstümpfe enthalten. Die beschriebenen Stränge entsprechen den lateralen Enden der späteren Basalstümpfe und den medialen der späteren Rippen. Wir haben hier also ein Stadium, in welchem der mediale Theil einer einheitlichen Basalstumpf-Rippenanlage zur Sonderung gelangt ist (*Torpedo* 20 mm).

Innerhalb der ventralen Leisten sondern sich die den Basalstümpfen zugehörigen vertebralen Theile durch das Auftreten hyaliner Intercellularsubstanz von den intervertebralen Abschnitten. Ferner sondert sich lateralwärts fortschreitend innerhalb des Gewebes der transversalen Myosepten ein Strang von dicht angeordneten Zellen in der direkten Fortsetzung des früher ausgebildeten Abschnittes der Basalstumpf-Rippenanlage. Er entspricht dem Haupttheil der späteren Rippe. Das Gewebe des Septums nimmt im Übrigen ein lockereres Gefüge an. Damit ist die einheitliche Basalstumpf-Rippenanlage in ihrer ganzen Ausdehnung entwickelt.

Jetzt entsteht auch im Bereich der späteren Rippe hyaline Inter-cellularsubstanz zwischen den Elementen und zwar beginnt dieser Process innerhalb der Anlage medial und schreitet lateralwärts fort. Es bleibt also ein Bezirk, der, wie aus dem Vergleich mit älteren Stadien ersichtlich, der Gegend der späteren Abgliederungsstelle der Rippe entspricht, noch eine kurze Zeit auf dem Entwicklungszustand des vorhergehenden Stadiums. Diese Zone ist bei *Scyllium* und *Pristiurus* schmaler als bei *Mustelus*. Die Einheit der Anlage bleibt dabei vollkommen bestehen.

Bald holt der zurückgebliebene Theil der Anlage die übrigen Theile ein. Wir haben dann eine durchweg hyalin-knorpelige, einheitliche Basalstumpf-Rippenanlage. Die spätere Abgliederungsstelle ist aber noch dadurch kenntlich, dass hier die Knorpelgrundsubstanz schwächer entfaltet ist als in der Nachbarschaft.

Später trennt sich die Basalstumpf-Rippenanlage an der bereits angezeigten Stelle in Basalstumpf und Rippe, indem hier die Knorpelgrundsubstanz fibrillär zerfällt und damit eine ligamentöse Verbindung entsteht (Fig. 2 Taf. XIII). Die frühzeitig auftretenden Besonderheiten der Abgliederungsstelle, sowie der Abgliederungsvorgang selbst sind veranlasst durch die Aktionen der Seitenmuskulatur, die wir weiter unten noch würdigen wollen.

Von dem hier geschilderten Entwicklungsgang weichen nur die rudimentären hintersten Rippen in einzelnen Fällen ab. Dies wurde bei *Mustelus vulgaris* beobachtet. Die hintersten Rippen lösen frühzeitig ihre kontinuierliche Verbindung mit der Wirbelsäule und hängen dann nur durch Bindegewebe mit ihr locker zusammen. Da es sich aber um rudimentäre Theile handelt, ist ihr Verhalten zur Beurtheilung der Rippen nicht heranzuziehen.

Wie der Leser sieht, enthalten meine Befunde eine Bestätigung der Angaben, die GOETTE, dann auch BALFOUR, von der Rippenentwicklung der Selachier gegeben haben. Sie stehen im Gegensatz zu der Darstellung, die RABL von demselben Vorgang gab, obwohl ich auch diejenige Art untersucht habe, die vor Allem RABL's Untersuchungen gedient hat, nämlich *Pristiurus*.

Es ist von Wichtigkeit meine Abweichung von RABL noch etwas zu beleuchten. Zunächst hat RABL, trotz seiner Ansicht von der Selbständigkeit der Rippenanlage, Beobachtungen gemacht, die augenscheinlich mit den meinigen übereinstimmen. An einer Sagittalschnitt-



serie durch einen *Pristiurusembryo* von 24 mm Länge findet er nämlich Folgendes (XV, pag. 101): »Die Rippenanlagen sind als Gewebsverdichtungen zu erkennen, die in den transversalen Muskelsepten an der unteren Fläche des in Bildung begriffenen horizontalen Septums liegen<sup>1</sup>. Diese Gewebsverdichtungen setzen sich nach einwärts bis zu den ventralen Längsleisten fort.« Dies ist das Gleiche, was ich speciell für *Mustelus* und *Torpedo* beschrieben habe. Wenn RABL dann fortfährt, dass die Gewebsverdichtungen nicht dort am dichtesten sind, wo sie sich an die Längsleisten ansetzen, dass man sogar manchmal Mühe habe, sie unmittelbar neben den Längsleisten zu erkennen, so liegt doch auch in dieser Bemerkung die Anerkennung eines Zusammenhanges der Basalstumpfanlage und der Rippenanlage eingeschlossen. Ich habe aber im Gegensatz zu RABL bei meinem Material eine Schwierigkeit, die Rippenanlagen auf Quer- und Horizontalschnittserien bis zu den Längsleisten zu verfolgen, nicht finden können (Fig. 8 und 9 Taf. XIV).

RABL sagt dann ferner (pag. 102), dass bei seinen älteren Stadien von *Pristiurus* (bis zu 34 mm Länge) »das Gewebe, welches die Rippenanlagen mit den Bogenstümpfen (= Basalstümpfen) verbindet, durch seine lockere Beschaffenheit sehr deutlich von jenem der Bogenstümpfe verschieden« ist, »so dass also von einem direkten Zusammenhang von Bogen und Rippen nicht die Rede sein kann«. Dem gegenüber kann ich mich nur auf meine auch in den Abbildungen dargestellten Befunde berufen, welche die Einheit der Basalstumpf-Rippenanlagen feststellen (vgl. Fig. 15 u. 16 Taf. XVI). Erklärlich werden mir aber die RABL'schen Angaben durch die vielfach betonte und auch völlig verständliche Thatsache, dass im Bereich der späteren Abgliederungsstelle die histologische Ausbildung der Anlage sich verzögert und erst später als im übrigen Theile Knorpelgrundsubstanz producirt wird. Damit kann wohl der bezeichnete Bezirk zeitweilig als eine Art Zwischenstück zwischen Basalstumpf und Rippe erscheinen. Er hängt jedoch in kontinuierlichem Übergang mit den übrigen Theilen der Anlage zusammen, ist ja auch in früheren Stadien in keiner Weise von ihnen gesondert und wandelt sich später eben so wie alle anderen Theile der Anlage in hyalinen Knorpel um.

RABL beschreibt und zeichnet nun aber, dass an einem vorderen Schwanzwirbel eines 34 mm langen *Pristiurus* zwischen Rippe und

---

<sup>1</sup> Die Lagerung der Rippen zum Horizontalseptum ist bereits oben (pag. 156) besprochen worden.



Basalstumpf Bindegewebe liegt (vgl. l. c. Taf. VI Fig. 7). Ich kann natürlich hier nicht die Richtigkeit der RABL'schen Beschreibung und Abbildung bezweifeln. Für die letzten rudimentären Rippen von älteren Mustelusembryonen habe ich Ähnliches feststellen können (Fig. 12 Taf. XV). Allerdings habe ich die Schwanzrippen eines 34 mm langen Pristiurusembryos eben so wie die vorderen Rippen (Fig. 16) in kontinuierlichem, hyalinknorpeligem Zusammenhang mit den Basalstümpfen gefunden, wie Fig. 17 Taf. XV zeigt. Dennoch ist es denkbar, dass zwischen den Individuen derselben Art im Verhalten der letzten schon mehr oder weniger rudimentären Rippen Verschiedenheiten bestehen. Ich muss aber nochmals betonen, dass Befunde gerade an diesen letzten Rippen keinerlei allgemeinere Schlüsse erlauben, weil man es eben mit in Rückbildung begriffenen Theilen zu thun hat.

Im Gegensatz zu der RABL'schen Auffassung halte ich also an der ursprünglichen Einheit der Anlage der oberen Rippe und des zugehörigen Basalstumpfes fest.

Aus der Einheitlichkeit der embryonalen Anlage ergibt sich auch mit größter Wahrscheinlichkeit ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen Basalstumpf und oberer Rippe. Wir sahen nun, dass die Anfänge der Basalstumpf-Rippenanlage in der Nähe der Wirbelsäule auftreten und sich von hier lateralwärts ausdehnen. — Das Gewebe der transversalen Myosepten selbst, in welchem der laterale Theil der Basalstumpf-Rippenanlage zur Sonderung kommt, ist, wie RABL feststellte, in gleichem Sinne vorwachsend zwischen die Myomeren eingedrungen. — Wir sehen ferner die weitere histologische Ausbildung der Basalstumpf-Rippenanlage im Wesentlichen in derselben Richtung vor sich gehen. Diese Beobachtungen sprechen für eine gleichartige phylogenetische Entwicklung des Basalstumpf-Rippenkomplexes. Die basalen Theile sind älter, als die lateralen. Die obere Rippe wird also als ein später abgegliederter Auswuchs des primitiven Basalstumpfes aufzufassen sein.

## 2) *Teleostier*.

An die Prüfung der Rippenentwicklung bei den Selachiern wollen wir gleich die Untersuchung der Entwicklung der oberen Teleostierrippen anschließen.

Bereits GRASSI bringt (X, pag. 40) hierher gehörige Beobachtungen für *Salmo*. Er sagt von den oberen Rippen oder Cartilagine intermusculares BRUCH's: *Esse sono riconoscibili un bel po' più tardi delle coste (d. h. Pleuralbögen) e già al loro comparire sono unite cogli archi inferiori per mezzo di un tessuto connettivo compatto.*

Wir untersuchen eine 2,4 cm lange Forelle. Da die Entwicklung des Achsenskelets caudalwärts fortschreitet und damit in den hinteren Abschnitten des Körpers noch primitivere Zustände sich vorfinden, als weiter vorn, so können wir hier verschiedene Stadien der Entwicklung der oberen Rippen antreffen.

In Querschnitten durch den Anfang der hinteren Rumpfhälfte finden wir an der Stelle, die später die hyalin-knorpelige obere Rippe einnimmt (vgl. pag. 162 u. Fig. XI pag. 200), einen Gewebsstrang, der sich auf den Schnitten als eine deutlich hervortretende Gruppe von Zellen mit runden Kernen darstellt. Diese erste Anlage verhält sich genau so wie die erste Anlage der Pleuralbogen (s. u.). Sie unterscheidet sich von ihr dadurch, dass sie nicht direkt mit dem Basalstumpf in Verbindung steht. Sie reicht vielmehr nur bis in die Mitte des horizontalen Septums und wird dann medial fortgesetzt durch einen Bindegewebsstrang, in dem zahlreiche langgestreckte Kerne hervortreten. Dieses Ligament liegt genau wie die Rippenanlage selbst im ventralen Rande des dorsalen Transversalseptums dem horizontalen Septum angeschlossen und befestigt sich medial an der Wirbelsäule. Verfolgen wir die Rippenanlage lateralwärts, so sehen wir, dass sie nicht auf den Bereich des Horizontalseptums beschränkt bleibt, sondern in ihrem transversalen Septum zwischen dem dorsalen Theil des Muskels der Seitenlinie und der Hauptmasse der Seitenrumpfmuskulatur ein Stück dorsalwärts zieht. Ihr Ende verhält sich also eben so wie der dorsale Schenkel des Restes der oberen Rippen bei den Clupeiden. Die Anlage der oberen Rippe ist danach verhältnismäßig länger als der fertig gebildete Theil (s. o. pag. 162 u. f.).

Nach hinten zu werden die Rippenanlagen kürzer. Sie sind aber noch im Anfangstheil des Schwanzes anzutreffen.

In den vordersten Abschnitten des Rumpfes finden sich die Rippenanlagen in gleicher Ausdehnung, wie eben dargestellt wurde. Im proximalen Theil der Anlage beginnt aber bereits die Bildung hyaliner Intercellularsubstanz. Lateral fehlt sie noch.

An diesen Zustand lässt sich der Befund unmittelbar anreihen, den die Rippe bei der oben beschriebenen einjährigen Forelle darbietet. Die Anlage hat sich zu einem hyalin-knorpeligen Stab weiter

entwickelt. Gleichzeitig hat sie aber an Länge eingebüßt. Diese Verkürzung im Verlaufe der Ontogenese charakterisirt die obere Rippe der Teleostier zur Genüge als eine rudimentäre Bildung. Auf dieser Eigenschaft beruht auch offenbar das Fehlen jeden direkten Zusammenhangs der oberen Rippen mit den Basalstümpfen.

#### b. Die Entwicklung der unteren Rippen (Pleuralbögen).

Es wird sich jetzt darum handeln, die Herkunft der unteren Rippen (Pleuralbögen) durch Untersuchung ihrer Ontogenese festzustellen.

Mir standen Embryonen von *Salmo salar* und *S. fario* zur Verfügung.

Untersuchen wir einen Lachsembryo vom 34. Tage, so finden wir noch keine Spur von Rippenanlagen. Wohl aber sind die oberen Bögen und die Basalstümpfe bereits angelegt. Betrachten wir die Basalstümpfe genauer, so finden wir in ihnen schon hyaline Grundsubstanz zwischen den Elementen in der Nähe der Chorda dorsalis. Letzterer sitzen die Basalstümpfe breit an. Ventralwärts verjüngen sie sich etwas, so dass sie auf dem Querschnitt dreieckig erscheinen. Gleichzeitig fehlt in dem von der Chorda entfernteren Theil der Anlage noch die helle Grundsubstanz. Die Zellen liegen hier dichter an einander und besitzen kleinere Kerne als dort.

In der direkten Verlängerung der Basalstumpfspitze finden wir nun bei Embryonen vom 51. Tage die Pleuralbögenanlagen. Sie bestehen aus einem dünnen Strang von Zellen, der den medialen Rand des entsprechenden Myoseptums einnimmt. Auf Querschnitten trifft man hier kleine Gruppen von etwa vier bis fünf Zellen mit runden oder auch etwas ovalen Kernen. Dieser Strang geht dorsalwärts kontinuierlich in den Basalstumpf über. Letzterer hat sich gegenüber dem vorigen Stadium durch stärkere Ausbildung der Grundsubstanz verändert. Distalwärts lässt sich die Pleuralbogenanlage noch bis zum dorsalen Bereich der Leibeshöhle verfolgen.

Auf etwas höherer Entwicklungsstufe treffen wir die gesammte Anlage bei 55-tägigen Lachsembryonen (Fig. 19 Taf. XVI). Nicht nur die Basalstümpfe (*B*) haben durch weitere Ausbildung hyaliner Intercellularsubstanz eine höhere Entwicklungsstufe erreicht, auch die Anlagen der Pleuralbögen (*Plb*) erscheinen auf dem Querschnitt umfangreicher und springen leicht in die Augen. Hyaline Grundsubstanz fehlt ihnen aber noch gänzlich. Unschwer kann man sich von

ihrem völligen Zusammenhang mit den Basalstümpfen überzeugen. Von einem Zwischengewebe ist nicht die Rede. Genau das gleiche Verhalten zeigten auch die ersten Anlagen der oberen Rippen bei den Selachiern.

Es muss hier hervorgehoben werden, dass in diesem wie auch schon im vorhergehenden Stadium die Pleuralbogenanlagen leicht verwechselt werden können mit subperitonealen Bindegewebszügen, die vom Perichondrium der Basalstümpfe ausgehen (C). Diese faserigen Stränge bestehen aus lang ausgezogenen Zellen mit länglichen, spindelförmigen Kernen, die alle in gleicher Richtung verlaufen. Die Rippenanlagen liegen unmittelbar nach außen von diesen Bindegewebssträngen, sind aber durch die Form und Größe ihrer Kerne deutlich von ihnen zu unterscheiden.

Die eben beschriebene erste Anlage der unteren Rippen ist bereits GOETTE bekannt gewesen. Er beschreibt sie als einen »dichten, zellenreichen Gewebsstrang«, der vom Ende der knorpeligen Bogenbasis ausgehend schräg rückwärts und abwärts zieht (Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XVI pag. 135 und Taf. VIII Fig. 14). Bei SCHEEL vermissem ich eine Darstellung dieses ersten Stadiums der Rippenentwicklung gänzlich.

Der weitere Verlauf der Rippenentwicklung musste an Forellenembryonen untersucht werden.

Ein junger *Salmo fario* von 1,5 cm Länge stellt ein älteres Entwicklungsstadium vor, als der 55tägige Lachsembryo. Man sieht dies beim ersten Blick auf die Wirbelsäule. Die Chordascheide, die bei jenem Lachs eine ganz dünne Lage unterhalb der Elastica darstellte, ist hier zu einer mächtigen Schicht angewachsen, augenscheinlich auf Kosten des Chordaepithels, das bei der vorliegenden Forelle bedeutend niedriger ist als bei dem Lachs von 55 Tagen. Auch die hyaline Grundsubstanz der Bögen hat sich verändert. Sie hat nicht nur zugenommen, sondern verhält sich jetzt auch Farbstoffen gegenüber anders. Während in dem jüngeren Stadium die Interzellularsubstanz sich mit Boraxkarmin schwach rosa färbt, nimmt sie hier keine Farbe mehr an.

Das Verhalten der Anlagen der Pleuralbögen schließt sich aber unmittelbar an den oben geschilderten Zustand an. Vor Allem konstatieren wir wieder ihren kontinuierlichen Zusammenhang mit den Basalstümpfen. Hier ist innerhalb der Pleuralbögenanlage bereits hyaline Grundsubstanz zwischen den Elementen aufgetreten. Dies ist aber nicht in direkter Fortsetzung des Bereichs hyalinen Knorpels



innerhalb der Basalstumpfanlage erfolgt. Von ihm ist vielmehr der betreffende Theil der Rippenanlage getrennt durch einen schmalen Bezirk, in welchem die Abscheidung von hyaliner Intercellularsubstanz noch nicht eingetreten ist, der also noch in dem Zustand sich befindet, den vorher die gesammte Pleuralbogenanlage aufwies. Diese schmale Zone entspricht der späteren Abgliederungsstelle des Pleuralbogens. Auch im distalen Theil der Anlage fehlt noch hyaline Intercellularsubstanz.

Es scheint mir nicht zweifelhaft, dass GRASSI einen derartigen Befund im Auge hatte, wenn er (X, pag. 37) sagt: »Nel luccio e nel salmone, tra l'arco trasverso e la costa, nel primo momento resta un sottile strato di tessuto connettivo embrionale.« Es handelt sich aber, wie man mit aller Sicherheit feststellen kann, an der bezeichneten Stelle nicht sowohl um embryonales Bindegewebe, sondern um einen in der Entwicklung etwas zurückgebliebenen Theil der einheitlichen Anlage von Basalstumpf und Pleuralbogen. Einen genau entsprechenden Zustand konnten wir auch bei der Entwicklung der Selachierrippe konstatiren.

In durchweg hyalinknorpeligem Zustand treffen wir die gesammte einheitliche Basalstumpf-Pleuralbogenanlage bei Forellen von 2,4 cm Körperlänge (Fig. 20 Taf. XVI). Auch im Bereich der späteren Grenze (*a*) zwischen unterer Rippe (*P1b*) und Basalstumpf (*B*) findet sich nunmehr zwischen den Elementen hyaline Grundsubstanz, die dorsal in die des Basalstumpfes, ventral in die des Pleuralbogens übergeht. Allerdings ist die Grundsubstanz in der späteren Trennungszone schwächer entwickelt als im übrigen Theil der Anlage.

Analoge Verhältnisse trafen wir in späteren Stadien der Rippenentwicklung bei den Selachiern. Wie dort, werden wir auch hier das Zurückbleiben der zukünftigen Abgliederungsstelle in ihrer histologischen Entwicklung auf dieselben Faktoren zurückführen, die weiterhin die Lösung der Rippe vom Basalstumpf bewirken (vgl. pag. 190).

Der kontinuierliche Zusammenhang der Basalstumpf- und Pleuralbogenanlage auch in diesem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium ist bereits durch A. MÜLLER, GOETTE, GRASSI und SCHEEL bekannt geworden.

Nachdem nunmehr auch in dem freien Ende der Pleuralbogenanlage hyaline Grundsubstanz aufgetreten ist, stellt diese einen Stab vor, der an seinem vertebrealen Ende dicker, weiterhin allmählich dünner wird und in seinem größten Theil aus einer einfachen Reihe von Knorpelzellen besteht. Er ist bereits, eben so wie der Basal-

stumpf, von einer dünnen Knochenscheide überzogen (*K*), die nur sein freies Ende und die Abgliederungszone frei lässt.

Von Bedeutung ist endlich noch, dass die Pleuralbogenanlage im Vergleich mit ihrer Ausdehnung beim ersten Auftreten bedeutend an Länge zugenommen hat. Sie umfasst bereits einen großen Theil des Umfangs der Leibeshöhle.

Abweichungen von dem oben geschilderten Verhalten zeigen nur die letzten und gleichzeitig rudimentären Pleuralbögen. Bei der Forelle von 2,4 cm Länge hingen die letzten Pleuralbögen nicht unmittelbar, sondern durch Bindegewebe mit den zugehörigen zur Umschließung der Caudalgefäße verlängerten Basalstümpfen zusammen. Wir wissen nun durch GOETTE, dass auch hier ursprünglich Basalstumpf und Pleuralbogenanlage zusammenhängen, dass aber zwischen Pleuralbogen und Basalstumpf das weiche Gewebe der ersten Anlage sich früh in »Bandmasse« verwandelt.

Derselbe Vorgang stellte sich auch an den letzten Rippen von *Mustelus* heraus. Hier wie dort bringen wir die frühzeitige Lösung der Verbindung von Basalstumpf und Rippe in Zusammenhang mit dem rudimentären Charakter der hintersten Rippenbildungen.

Der erste Beginn einer Zerlegung der einheitlichen Anlage in Basalstumpf und Pleuralbogen fand sich bei einjährigen, 5 cm langen Forellen.

Die Entwicklung der Wirbelsäule ist hier natürlich schon sehr weit gediehen. Starke Knochenlagen umfassen die Chorda im Bereiche der Wirbelkörper. Die Knochenhüllen der Basalstümpfe wie die der Rippen haben sich gegenüber dem früheren Zustand verdickt. Noch immer besteht aber ein kontinuierlicher Zusammenhang des Knorpels von Basalstumpf und Rippe. Der Bezirk, in welchem die Abgliederung vor sich gehen soll, bildet eine ein bis zwei Zellen dicke Lage, die sich durch besonderes Verhalten ihrer Elemente auszeichnet. Fast durchweg sind die Kerne der hier liegenden Knorpelzellen auffallend groß. Die schwach entwickelte Inter-cellularsubstanz ist nicht so durchscheinend, wie im Basalstumpf und im Pleuralbogen, sondern etwas trüber und dunkler als jene. Die Trennungszone ist ferner noch dadurch deutlich abzugrenzen, dass die ihr benachbarten Knorpelzellen beiderseits in der Richtung senkrecht zu ihr etwas abgeplattet sind. Endlich beobachtet man, dass zwischen Trennungszone und Basalstumpf einerseits, Pleuralbogen andererseits eine dünne Knochenlamelle von der Peripherie her in den Knorpel eindringt. Noch ist es hier nicht zu einer völligen Durch-

trennung gekommen. Der Augenschein lehrt aber, dass sie in einem wenig älteren Stadium vollendet sein muss. Die knorplige Zwischenzone verbindet dann die von Knochengewebe überzogenen Enden des Basalstumpfes und des Pleuralbogens. Wenn wir uns an die sehr ähnlichen Befunde an den Pleuralbögen von *Calamoichthys* erinnern (pag. 152), werden wir nicht daran zweifeln, dass aus dem verbindenden Hyalinknorpel durch fasrigen Zerfall der Intercellularsubstanz das Basalstumpf und Rippe verbindende Ligament wird. Einen entsprechenden Vorgang zeigte uns auch die Ontogenese der Selachierrippe.

Mit dieser Darstellung weiche ich von den Angaben SCHEEL's über den Vorgang der Abtrennung der Pleuralbögen bei den Salmoniden ab. Nach SCHEEL soll eine Ringfurche von der Peripherie her eindringen und die Trennung bewirken. Das in dieser Ringfurche einwuchernde Bindegewebe soll später Basalstumpf und Pleuralbogen zusammenhalten. Die Trennung soll bereits bei 3—4 cm langen Forellen vollendet sein. Ich kann diesen Angaben nur meine obige Beschreibung entgegenstellen. Übrigens hat SCHEEL für *Rhodeus amarus* einen Abgliederungsmodus des Pleuralbogens beschrieben, der mit meinen Beobachtungen an der Forelle im Wesentlichen übereinstimmt.

Schließlich hätte ich noch zu erwähnen, dass die Pleuralbögen der einjährigen Forelle in der auch beim erwachsenen Thier bekannten Weise weit ventralwärts herabreichen und den größten Theil des Umfangs der Leibeshöhle umfassen.

---

Welche Antwort ergibt sich nun aus der Ontogenese der Pleuralbögen auf die Frage nach ihrer Phylogenese?

Die Basalstümpfe treten ontogenetisch früher auf als die Pleuralbögenanlagen. Sie sind also jedenfalls phylogenetisch älter. Die Anlagen der Pleuralbögen stehen ferner von vorn herein in Kontinuität mit den Basalstumpfanlagen. Die histologische Ausbildung der einheitlichen Anlage schreitet gegen ihr freies Ende fort, so dass die oberen Theile den unteren immer voraus sind. — Nur der Bereich der späteren Abgliederungsstelle bleibt aus begreiflichen Gründen (s. o.) dauernd hinter den übrigen Theilen etwas zurück. — In gleichem Sinne nimmt die Pleuralbogenanlage allmählich an Länge zu. Die ganzen Verhältnisse weisen darauf hin, dass die unteren Rippen (Pleuralbögen) als abgegliederte Fortsätze der



primitiven Basalstümpfe aufzufassen sind. Sie sind in diesem Sinne gleichartig den oberen Rippen, wenn sie mit ihnen auch nicht homologisirt werden dürfen. Die Basalstümpfe haben also, in zwei verschiedenen Richtungen auswachsend, obere und untere Rippen hervorgehen lassen.

Es wäre nun aber doch möglich, dass man die Thatsachen der Rippenentwicklung bei Selachiern und Teleostiern anders beurtheilte, als es hier geschehen ist. Man könnte die Einheit der ersten Rippen- und Basalstumpfanlagen nur als die Folge einer rein ontogenetischen Zusammenfassung des Materials für ursprünglich gesonderte Theile auffassen, wie sie uns in der Ontogenese so vielfach entgegentritt. Die Rippenentwicklung wäre dann in hohem Maße cäno-genetisch umgestaltet. Der spätere hyanlinknorplige Zusammenhang von Rippe und Basalstumpf würde allerdings auf einen entsprechenden phylogenetischen Zustand hinweisen. Dieser wäre aber als ein sekundärer zu beurtheilen.

Die Möglichkeit einer solchen Auffassung fordert auf, uns einmal in ihrem Sinne die Phylogenese der Rippen vorzustellen: Das Auftreten von Rippen kann nur in geringen Anfängen begonnen haben. Es erfolgte in dem derben sehnigen Gewebe der Myosepten. Hier eingelagerte isolirte Stücke von hyalinem Knorpel können nun für die Leistung der Septen gar keine Bedeutung haben, denn diese beruht auf ihrer Festigkeit und auf ihrem Zusammenhang mit der Wirbelsäule. Beides wird durch die angenommenen jungen Rippenbildungen nicht befördert werden. Wir könnten daher nur annehmen, dass die Anfänge der Rippen sich ohne wesentliche Leistung weiter entwickelt haben, bis sie, zur Verschmelzung mit Theilen des Achsen-skelets gelangt, erst Bedeutung gewannen.

Denken wir uns andererseits die Rippen phylogenetisch als Auswüchse der Basalstümpfe entstehen, so würden sie vom ersten Beginn ihrer Entwicklung an von Bedeutung sein, indem sie die Ansatzfläche der Septen am Skelet vergrößern und den Zusammenhang beider verstärken.

Auf der einen Seite erkennen wir also als den gestaltenden Faktor für die Rippenentwicklung die Leistung derselben, auf der anderen Seite fehlt ein solcher Faktor und damit jedes Verständnis für die Entstehungsursache der Rippen. Wir können also nicht zweifelhaft sein, welcher Auffassung wir uns zuwenden werden. Wir werden, wie es hier geschehen ist, die Ontogenese der Rippen als eine in der Hauptsache getreue Wiederholung ihrer Phylogenese betrachten



und sie nicht als einen ganz cänogenetisch veränderten Vorgang ansehen.

### c. Die Ursachen für die Abgliederung der Rippen.

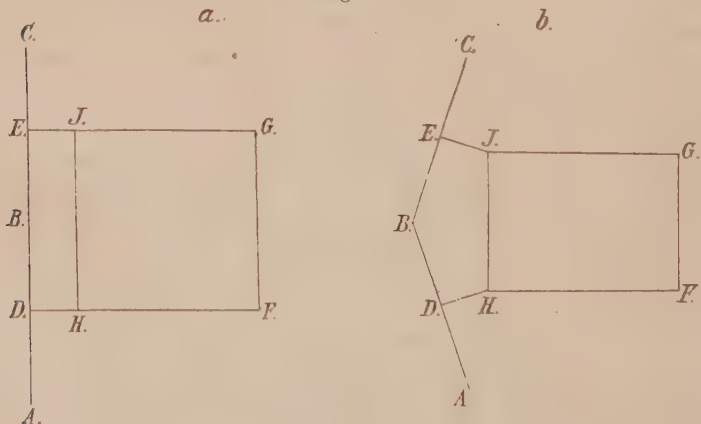
Die Umstände, welche die Abgliederung der Rippen bewirkt haben, werden jetzt noch unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen.

GEGENBAUR (VII) hat darauf hingewiesen, dass die Schwankungen im Volum der Leibeshöhle die Trennung der Rippen von den Basalstümpfen veranlasst haben. Zweifelsohne kommt diese Wirkung der zeitweiligen Zu- und Abnahme des Leibesumfanges zu, die von dem wechselnden Inhalt der Baueingeweide einerseits, der Wirkung der Bauchmuskeln andererseits, abhängt.

Diese Veränderlichkeit des Leibesumfanges wird aber so gut wie ausschließlich für die unteren Rippen (Pleuralbögen) in Betracht kommen. Die oberen Rippen sind bei den Fischen dieser Wirkung fast ganz entzogen (vgl. Fig. XVIII pag. 207). Hier wird man die Abgliederung allein auf den Einfluss der Muskeln zu setzen haben, welche die seitlichen Bewegungen des Rumpfes veranlassen. Eine kurze Überlagerung zeigt, in welcher Weise er sich geltend macht.

In der untenstehenden schematischen Figur (Fig. V a) stellt *A B C* zwei Wirbel vor, die bei *B* mit einander zusammenhängen.

Fig. V.



Die Linien *E G* und *D F* deuten zwei transversale Myosepten und gleichzeitig die in ihnen eingelagerten Basalstumpf-Rippenkomplexe an. *J G F H* ist das zwischen beiden befindliche Myomer. Kon-

trahirt sich nun das bezeichnete Myomer, wie Fig. V *b* zeigt, so wird dadurch auf die beiden Wirbel ein Zug ausgeübt, der sie zu einander in Winkelstellung bringt. Erfolgt die Kontraktion dabei durch die ganze Breite des Myomers gleichzeitig, so werden auch, vorübergehend wenigstens, die Basalstumpf-Rippenkomplexe Winkel bilden, deren Spitzen bei *J* und bei *H* liegen, d. h. an ihren Eintrittsstellen in die Muskulatur. Es ist verständlich, dass eine häufige Wiederholung dieser Bewegung die Abgliederung des innerhalb der Muskulatur gelegenen Theils bewirkt, und damit die »Rippe« vom »Basalstumpf« trennt. In genau der gleichen Weise wird neben den Schwankungen des Leibesumfanges die Muskulatur auch die Pleuralbögen direkt beeinflussen. Die ihnen zugehörigen Theile der Muskulatur dienen aber nicht nur der Bauchpresse, sondern auch in erheblichem Maße der Bewegung des gesamten Körpers.

Die Hauptbewegungen des Fischkörpers sind seitlich gerichtet. Die dorso-ventral gerichteten Achsen für diese Bewegungen liegen also in der Medianebene. Nur dann werden Skelettheile durch die seitlichen Bewegungen abgegliedert werden, wenn sie mehr oder weniger gerade lateral gerichtet sind, also an ihrem Anfangsstück wenigstens mit der Medianebene mehr oder weniger große Winkel bilden. Skelettheile, die annähernd der Medianebene parallel angeordnet sind oder in sie hineinfallen, werden durch seitliche Bewegungen nicht abgegliedert werden. Dorso-ventral gerichtete Bewegungen würden diese Wirkung haben. So sehen wir auch, dass die Neuralbögen sowie die caudalen Hämalbögen im Allgemeinen in fester Kontinuität mit der Wirbelsäule bleiben, da die eben erwähnten Bewegungsarten von den Fischen augenscheinlich in nur unbedeutendem Maße ausgeführt werden. Immerhin treffen wir bei den Knochenganoiden in den vordersten Schwanzwirbeln Hämalbögen, deren costaler Bestandtheil beweglich mit dem basalen Theil verbunden ist. Durch BALFOUR und PARKER wissen wir, dass diese Trennung bei *Lepidosteus* erst während des embryonalen Lebens eintritt. Ob sie sich aber erklärt durch Erhaltung von Zuständen aus Zeiten her, in denen die jetzigen vorderen Schwanzwirbel noch der Rumpfregeion angehörten, oder ob sie wirklich auf besonderen Bewegungen in ventraler Richtung beruht, lässt sich vor der Hand nicht entscheiden.

Wir haben oben gesehen, dass bei der Kontraktion der Myomeren die Myosepten einen Zug auf die Theile der Wirbelsäule ausüben, an denen sie Befestigung nehmen. Dieser Zug wird auf die Wirbel, zum Theil wenigstens, durch die Rippen übertragen, welche die

festen Verbindung der Rippen mit den ersteren vermitteln. Wir können wohl in diesem Zuge auch die Veranlassung für das Auswachsen der Rippen an den primitiven Basalstümpfen erkennen.

### III. Theil.

#### Die Beziehungen zwischen den Rippen und der Stammesmuskulatur.

Wir haben im Laufe unserer Untersuchungen gesehen, dass die oberen Rippen resp. die sie bei Teleostiern vielfach vertretenden seitlichen Gräten und die unteren Rippen (Pleuralbögen) gar nicht selten neben einander vorkommen. In vielen Fällen fehlt aber der eine der beiden Theile, während der andere stark entwickelt ist. Bei den innigen Beziehungen zwischen Rippen und Muskulatur, auf die schon wiederholt hingewiesen wurde, wird man von vorn herein geneigt sein, die Bedingungen für das verschiedenartige Verhalten der Rippen in der Stammesmuskulatur zu suchen.

Bereits GOETTE hat den damit bezeichneten Weg beschritten. Die Übereinstimmung der Hämalbögen mit den Neuralbögen ist für ihn der Ausgangspunkt. Nach seinen Ausführungen werden dann die Bedingungen für die Entstehung der Hämalbögen günstig sein, wenn die ventrale Muskulatur gleichartig angeordnet ist wie die dorsale. Dies ist nach ihm am Schwanz aller Wirbelthiere der Fall. Überall, wo sich nun dieses Verhalten auf den Rumpf fortsetzt, sollen sich auch die den Haupttheilen der Hämalbögen entsprechenden Pleuralbögen finden (vgl. pag. 160). Dagegen sollen sie dann fehlen, wenn die ventrale Muskulatur wesentliche Umgestaltungen erfährt. So bei den Amphibien, Amnioten und auch bei den Selachiern. Indem dabei die Lage des horizontalen Septums nicht wesentlich geändert wird, können die oberen Rippen ungestört zur Entwicklung kommen.

Damit ist gerade erst der Anfang zu einer Erklärung der einschlägigen Befunde gemacht, wie GOETTE selbst ausspricht. Wenn wir auch sehen, dass gleichzeitig mit dem Fehlen von Pleuralbögen die ventrale Muskulatur in ihrem allgemeinen Verhalten erhebliche Abweichungen von der Anordnung der dorsalen aufweist, so erklärt uns dieser Umstand allein noch nicht, warum früher ausgebildete Skelettheile geschwunden sind. Dazu gehört der Nachweis, dass sie in Zusammenhang mit Veränderungen der Muskulatur wirklich überflüssig geworden sind. Ein entsprechender Nachweis ist natürlich auch für die Fälle erforderlich, die uns Rückbildungen früher ausgebildeter oberer Rippen zeigen, ohne dass durch Ausbildung von

Gräten ein Ersatz eingetreten wäre. Derartiges ist uns an der Schwanzwirbelsäule der Selachier und von Calamoichthys begegnet. Endlich wird man sich die Frage vorzulegen haben, warum bei den Dipnoern und den meisten Ganoiden überhaupt keine Spuren von oberen Rippen zu finden sind, also voraussichtlich nie solche bestanden haben.

Wir können hoffen, dass eine weitere Untersuchung der Stammesmuskulatur mit möglichster Berücksichtigung ihrer Leistung die bisher noch dunklen Verhältnisse wenigstens bis zu einem gewissen Grade aufhellen wird, und wollen zunächst die Bedingungen für die Rückbildung der Pleuralbögen festzustellen versuchen.

#### a. Die Rückbildung von unteren Rippen.

Bei allen höheren Fischen finden wir bekanntlich jederseits eine Trennung der seitlichen Muskulatur in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt durch das horizontale Myoseptum. Nur bei Amphioxus und bei den Cyclostomen fehlt, wie RABL zeigte, diese Sonderung. Kontrahirt sich die Muskulatur einer Seite in ganzer Ausdehnung oder in kleinerem Bereich, so kommt dadurch eine Krümmung des Fischkörpers zu Stande, deren Konkavität nach der Seite der Muskelkontraktion gerichtet ist. Isolirte Aktion einzelner Abschnitte der Muskulatur werden die verschiedensten Biegungen des Körpers zu erzeugen vermögen. Wir wissen durch die Untersuchungen STRASSER'S<sup>1</sup>, dass durch derartige Krümmungen nach dem Princip der Schlängelung die Ortsbewegung des Fisches im Wesentlichen erfolgt. Die ganze Seitenmuskulatur steht also im Dienst der Lokomotion.

Für den ventralen Theil der Muskulatur kommt ferner noch die Wirkung auf Schulter- und Beckengürtel, dann vor Allem die Leistung als Bauchpresse hinzu: Sie beherrscht den Leibesumfang und damit den Inhalt des Darmrohres, des Urogenitalsystems, der Schwimmblase.

Wir haben oben bereits gesehen, dass die Kontraktionen der Stammesmuskulatur durch die transversalen Myosepten auf die Wirbelsäule übertragen werden. Die Kontraktion eines Myomers übt mittels der zu ihm gehörigen Transversalsepten einen Zug auf je

<sup>1</sup> H. STRASSER, Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische durch Biegungen des Leibes und der unpaaren Flossen. Stuttgart 1882.



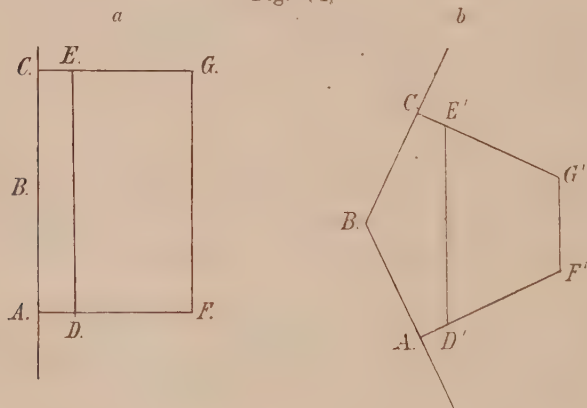
zwei Segmente des Achsenskelets aus, der beide in Winkelstellung zu einander zu bringen strebt. Im Dienst dieser Leistung der Transversalsepten stehen die Rippen. Sie finden sich in fester Verbindung mit dem Gewebe der Septen und verstärken durch ihren Zusammenhang mit der Wirbelsäule deren Befestigung an jener.

Das Verhältniß der Muskulatur zur Wirbelsäule kehrt sich natürlich dann um, wenn die ventrale Muskulatur als Bauchpresse oder im Dienst der Bewegungen des Schulter- und Beckengürtels wirkt. Die Wirbelsäule wird dann durch die antagonistische Wirkung der dorsalen Muskulatur festgestellt.

Diejenigen Theile der Rumpfmuskulatur werden nun am entschiedensten die Stellung der Wirbelsäule beeinflussen können, welche ihr am nächsten anliegen. Je entfernter ein Muskelabschnitt von der Längsachse der Wirbelsäule liegt, desto geringer ist die Wirkung des Zuges, den seine Kontraktion durch die Transversalsepten auf die Theile der Wirbelsäule ausübt.

Die untenstehenden Figuren (VI *a* und *b*) sollen dies Verhältniß illustriren. *FG* und *DE* in Fig. *a* stellen zwei Muskelabschnitte

Fig. VI,



dar, die bei *A* und *C* mit zwei Segmenten der Wirbelsäule verbunden sind. Beide Segmente stoßen bei *B* zusammen. Kontrahirt sich *FG* zu der Ausdehnung *F'G'* (Fig. *b*), so bringt es die beiden Wirbel in Winkelstellung zu einander. Die gleiche Wirkung würde nun aber offenbar die Verkürzung von *DE* zu *D'E'*, also eine bedeutend geringere Kontraktion dieses Muskeltheils, haben. Das Maximum der Wirkung eines unmittelbar an der Wirbelsäule gelegenen

Muskels auf die Stellung derselben wird also von einem entfernter gelegenen Muskel gar nicht erreicht werden.

Können wir nun feststellen, dass ein Muskelabschnitt, der ursprünglich der Wirbelsäule nahe lag, sich sekundär von ihr entfernt, so erkennen wir hierin eine Abnahme seiner Leistung für die Bewegung der Wirbelsäule und damit seiner Bedeutung überhaupt. Sollte in solchen Fällen eine Rückbildung von Rippen im Bereich des betreffenden Muskelabschnittes angetroffen werden, so würden wir ein Recht haben, den Grund hierfür in der Verringerung der Dignität dieses Theils der Muskulatur zu sehen, die nothwendig eine Minderung der Leistung der betreffenden Rippen im Gefolge hat.

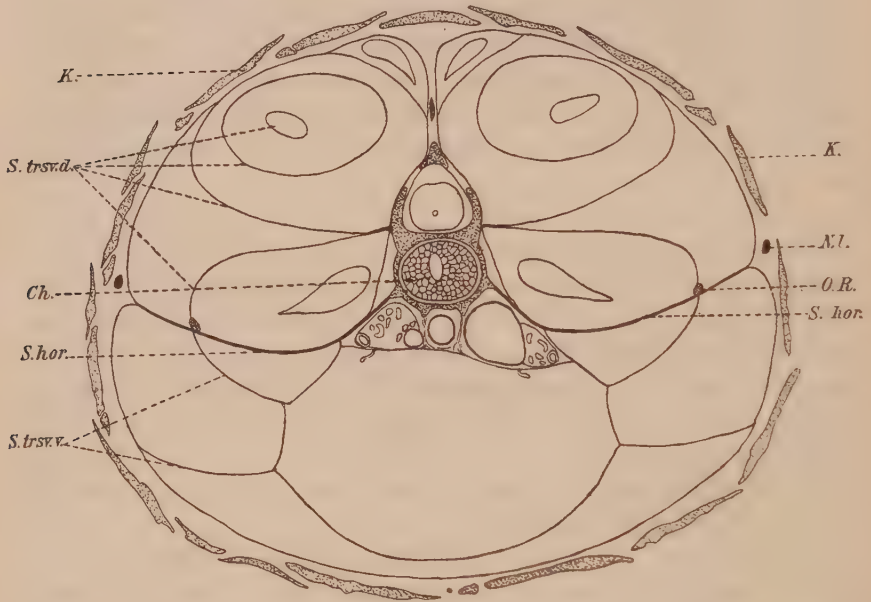
Wenn wir zunächst untersuchen wollen, ob wirklich die Ausbildung und Rückbildung von unteren Rippen parallel geht dem Entwicklungszustand der ventralen Muskulatur, so wird hierfür *Calamoichthys* ein besonders günstiges Objekt sein. Wir sahen ja, dass bei dieser Form in den hinteren Theilen des Körpers Pleuralbögen und obere Rippen neben einander vorkommen, während die ersteren vorn fehlen.

Wir prüfen zunächst den vorderen, mit Pleuralbögen ausgestatteten Theil des Rumpfes.

Beim ersten Blick auf Querschnitte durch diese Gegend (Fig. VII) fällt die mächtige Entfaltung des dorsalen Abschnittes der Muskulatur auf. Seine Trennung von dem ventralen Abschnitt ist durch das horizontale Septum (*S.hor*) und die oberen Rippen (*O.R*) ausgeprägt. Der Grad der Ausbildung der dorsalen Rumpfmuskulatur tritt deutlich zu Tage, wenn wir den Querschnitt von *Protopterus* (Fig. IX pag. 198 in Vergleich ziehen. Die dorsale Muskulatur von *Calamoichthys* nimmt den ganzen Bereich seitlich von der Wirbelsäule ein und überragt ihn sogar noch ein Stück nach der Ventralseite zu. Durch dieses Verhalten wird die ventrale Muskulatur von der Wirbelsäule abgedrängt und so gut wie ganz auf die Umfassung der Leibeshöhle beschränkt. Ferner sehen wir, dass die dorsalen Transversalsepten (*S.trsv.d*) vielfach gebogen sind. Sie bilden drei über einander gelegene Kegelsysteme. Die Bedeutung dieser Biegungen beruht natürlich auf der dadurch bewirkten erheblichen Vergrößerung der Myomeren und der hiermit erhöhten Leistungsfähigkeit derselben. An der ventralen Muskulatur finden wir dagegen nichts der Art. Die Myomeren verlaufen ungebogen.

Das ganze Verhalten zeigt ein erhebliches Überwiegen der dorsalen über die ventrale Muskulatur. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Krümmung der Wirbelsäule in erster Linie durch den dorsalen Theil besorgt wird.

Fig. VII.



*Calamoichthys Calabarius*. Querschnitt durch die vordere Rumpfhälfte. 16/1. *K* Knochenplatten des Hautpanzers. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

Anders zeigen sich die Verhältnisse in den hinteren Theilen des Rumpfes, die außer mit oberen Rippen auch mit Pleuralbögen ausgestattet sind (Fig. VIII). Auf den Unterschied, den die Querschnittsform zeigt, ist schon oben hingewiesen worden.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der Pleuralbögen (*Plb*) hebt sich das Niveau des horizontalen Septums (*S.hor*)<sup>1</sup>, d. h. die ventrale Muskulatur rückt an die Wirbelsäule heran. Diese Hebung nimmt caudalwärts zu. Am Anfang des Schwanzes liegt das Horizontalseptum bereits in der Höhe des queren Chordadurchmessers (Fig. XXI pag. 212). Dass hiermit eine Erhöhung der Leistungsfähigkeit der

<sup>1</sup> An den Stellen, an welchen die Basalstümpfe die Muskulatur erreichen, entfernt sich letztere etwas von der Wirbelsäule, während sie vor und hinter diesen Stellen sich wieder unmittelbar an die Wirbelsäule anschließt.

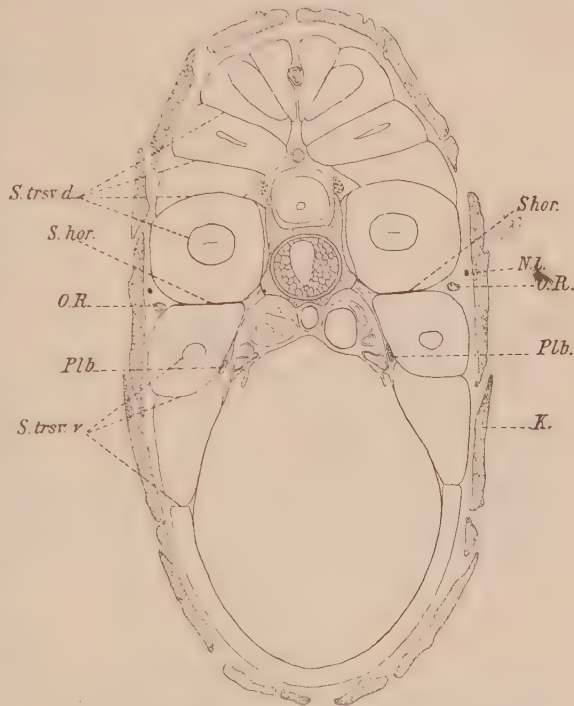
ventralen Muskulatur verknüpft ist, geht aus dem oben Bemerkten hervor. Dazu kommt eine Verstärkung ihrer oberen Theile durch eine Einbiegung der Myomeren. Die Transversalsepten (*S.trsv.v*) stellen hier, wie aus Fig. VIII hervorgeht, in einander geschachtelte Kegelmäntel vor. Dabei sehen wir den oberen Theil der ventralen Muskulatur jetzt dem Bereich der Leibeshöhle entrückt, dorsal von ihr gelagert.

Wir finden also bei *Calamoichthys* das Bestehen von unteren Rippen gleichzeitig mit einer höheren, ihr Fehlen mit einer geringeren Bedeutung der ventralen Muskulatur.

Dass das Fehlen der unteren Rippen bei *Calamoichthys* auf einem Verlust solcher beruht, haben wir oben gesehen. Auch das

Verhalten der Muskulatur wird in den Theilen des Körpers, in welchen die Pleuralbögen verloren gegangen sind, als weniger primitiv gelten müssen, als dasjenige in den Pleuralbögen besitzenden Theilen. Die ventrale Muskulatur hat also hier eine Rückbildung erfahren. Dies erklärt uns, dass in ihrem Bereich die unteren Rippen geschwunden sind. Es wird begreiflich, dass die oberen Rippen als Stütze für die ventrale Muskulatur ausreichen. Wir sahen ja im ersten Theil der Arbeit, dass diese auch letzterer dienen (pag. 150).

Fig. VIII.



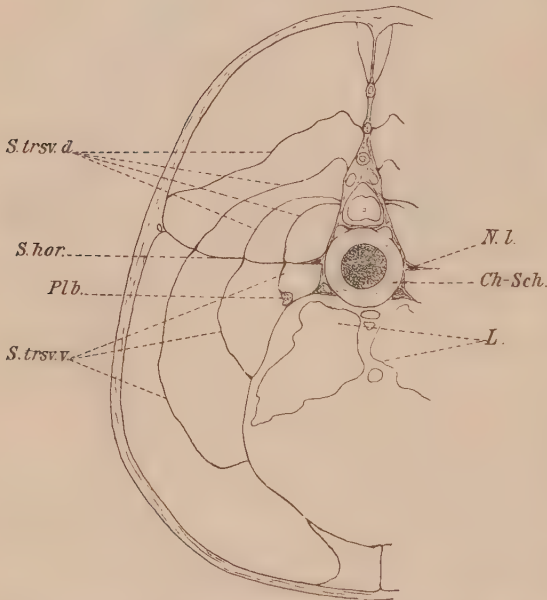
*Calamoichthys Calabaricus*. Querschnitt durch die hintere Rumpfhälfte. 16/1. Bezeichnungen s. pag. 215.



Es wird jetzt festzustellen sein, ob die bei *Calamoichthys* gemachten Beobachtungen allgemeinere Bedeutung besitzen. Zunächst wollen wir untersuchen, wie sich bei den Formen mit wohlentwickelten unteren Rippen die Muskulatur verhält.

Von den Dipnoern wurde *Protopterus annectens* auf Querschnitten untersucht (Fig. IX). Hier wird die Seitenmuskulatur genau in der

Fig. IX.



*Protopterus annectens*. Querschnitt durch die Rumpfmittle. 4/1.  
L Lungen. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

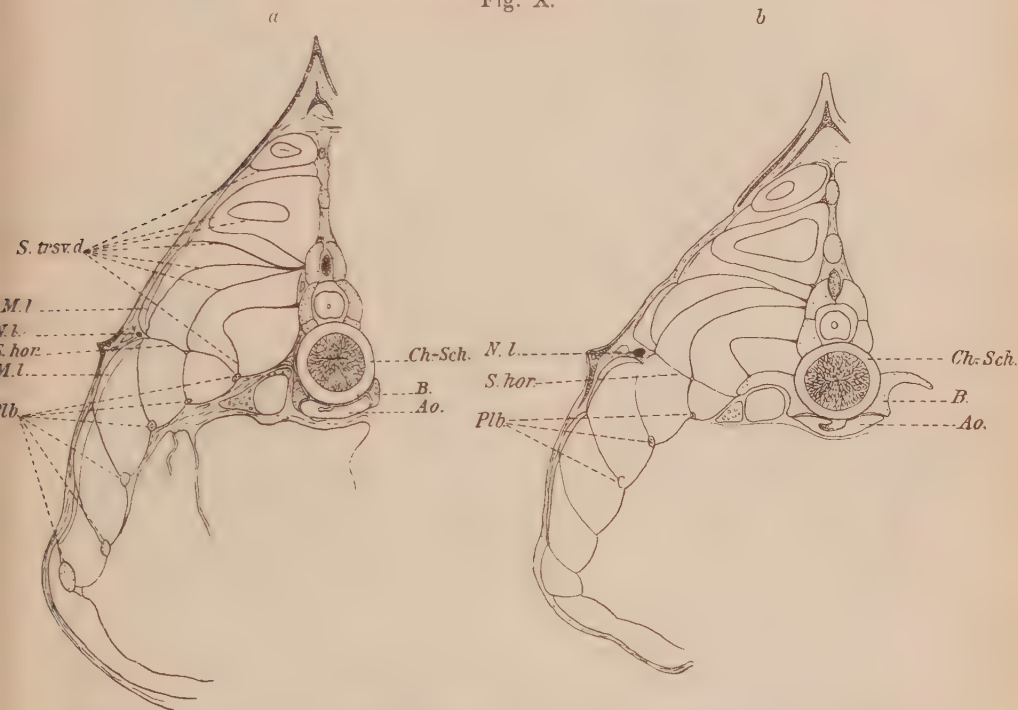
Höhe des Chordaquerdurchmessers vom horizontalen Septum (*S.hor*) durchschnitten. Die ventrale Muskulatur liegt der ventralen Hälfte der Wirbelsäule unmittelbar an. Das Gleiche ist übrigens noch am Schwanz der Fall. Offenbar hat durch diese Lagerung die ventrale Muskulatur eine ganz besonders große Bedeutung für die Bewegungen der Wirbelsäule. Rein seitliche Biegungen derselben können gar nicht ohne ihre Theiligung ausgeführt werden.

Etwas abweichende Verhältnisse zeigt *Acipenser ruthenus*. Bekanntlich trägt nur der vordere Theil der Wirbelsäule ausgebildete Pleuralbögen, weiter hinten finden sich nur Rudimente von solchen.

Querschnitte durch den vorderen Theil des Rumpfes zeigen das in Fig. X a u. b dargestellte Verhalten. Das Horizontalseptum (*S.hor*) ist hier sehr zart. Es beginnt lateral in der Höhe des dorsalen Theils der Chorda an der Seitenlinie. Letztere prägt sich an der Muskulatur durch eine scharf einspringende Einkerbung aus, die den Ramus lateralis nervi vagi (*N.l*) enthält. Von hier zieht das Horizontalseptum medialwärts und senkt sich dabei leicht nach der Ventralseite zu. Es kreuzt natürlich die Transversalsepten (*S.trsv*) und endet in einiger Entfernung von der Wirbelsäule an der medialen

Fläche der Muskulatur. Es befestigt sich hier nicht wie bei *Protopterus* an der Chorda selbst, erreicht nicht einmal Theile der Basalstümpfe (*B*), sondern nur den Anfangstheil der Pleuralbögen (*Plb*), allerdings unmittelbar jenseits der Enden der hakenartig gebogenen Basalstümpfe. Auf Querschnitten, die gerade die Basalstümpfenden treffen, liegt der mediale Rand des Septums etwas unter dem Niveau des transversalen Chordadurchmessers (Fig. X *b*); auf Querschnitten, die vor und hinter diese Stelle fallen, kommt er gerade in die Höhe desselben zu liegen (Fig. X *a*).

Fig. X.



*Acipenser ruthenus*. 12 cm. Querschnitte durch den vorderen Theil des Rumpfes. 6/1. *M.l* Muskel der Seitenlinie. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

Die ventrale Seitenrumpfmuskulatur tritt also hier nicht unmittelbar an die Wirbelsäule heran. Sie bleibt ein Stück von ihr entfernt. Stellen wir uns nun vor, dass die dorsale Muskulatur der einen Seite sich allein kontrahirt, so würde die Folge sein, dass sich die Wirbelsäule und damit der ganze Körper seitlich, aber gleichzeitig etwas dorsalwärts, krümmt. Zu rein seitlichen Biegungen muss sich nothwendig dorsale und ventrale Muskulatur einer Seite vereinigen. Der

ventralen Muskulatur kommt also eine wesentliche Rolle auch für die lokomotorischen Bewegungen des Rumpfes zu.

Das Gleiche gilt für die drei zur Untersuchung gelangten Teleostier-Arten, die gut entwickelte Pleuralbögen besitzen.

Figur XI zeigt den Querschnitt durch eine 5 cm lange Forelle. Das horizontale Septum (*S.hor*) liegt ziemlich genau in der Höhe des Querdurchmessers der Chorda dorsalis (*Ch*). Es endet unmittelbar an der Wirbelsäule. Im Bereich der Basalstümpfe trifft es auf

Fig. XI.

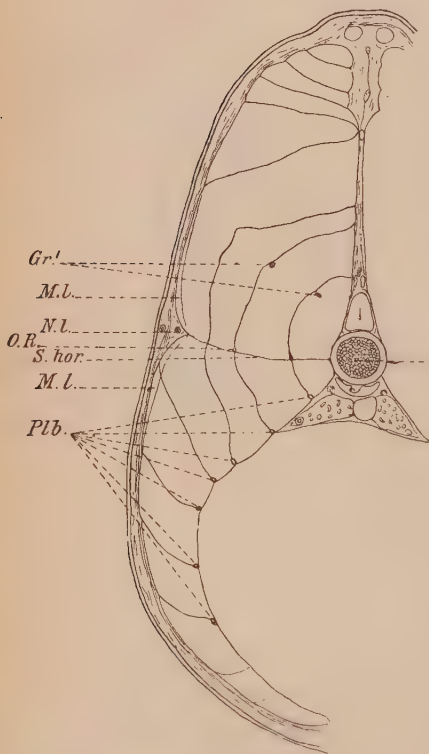
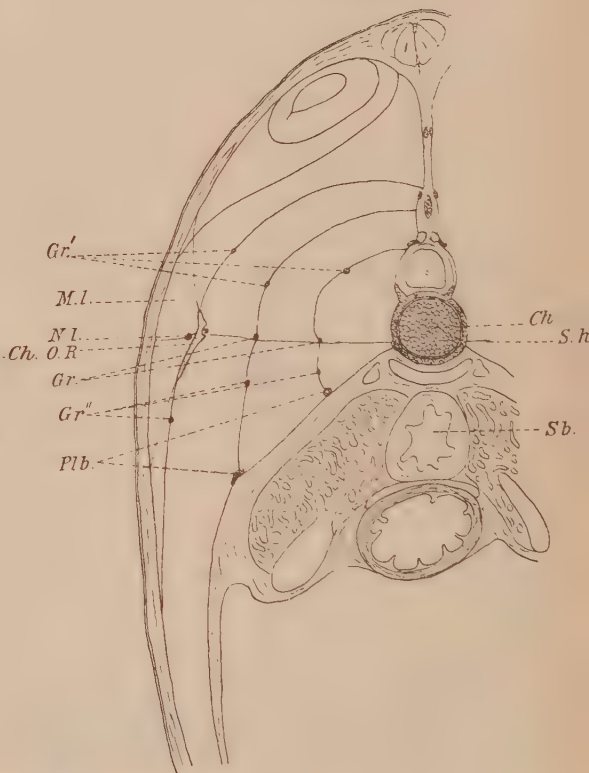


Fig. XII.



*Salmo fario*. 5 cm. Querschnitt durch die Rumpfmittle. 12/1. *Gr'* schiefe Rückengräten. *M.L* Muskel der Seitenlinie. *O.R* obere Rippe (Cartilago intermuscularis Bruch's). Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

*Clupeide (Engraulis?)*. Querschnitt durch die Rumpfmittle. 12/1. *Gr* Seitengräten. *Gr'* schiefe Rückengräten. *Gr''* schiefe Bauchgräten. *O.R* obere Rippe (Bruch's Cartilago intermuscularis). *M.L* Muskel der Seitenlinie. *Sb* Schwimmbase. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

die Seitenfläche ihrer obersten Theile. Die ventrale Seitenrumpfmuskulatur kommt ausgiebig in Kontakt mit der Wirbelsäule.

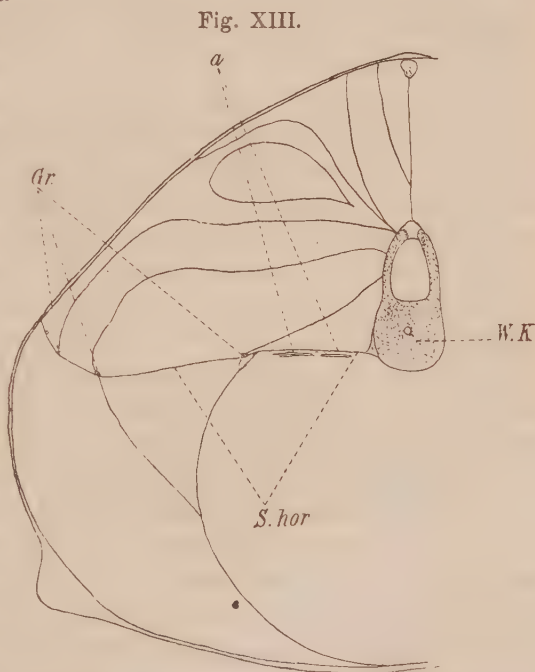
Das Gleiche gilt, wie Fig. XII zeigt, für die Clupeiden (*Engraulis?*), wenn hier auch das Horizontalseptum eine Spur tiefer liegt als bei *Salmo*.

Bei *Esox lucius* liegt das Horizontalseptum wieder ziemlich genau im Niveau des Transversaldurchmessers der Chorda. In den vorderen Theilen des Rumpfes bleibt aber die ventrale Muskulatur um eine geringe Strecke von der Wirbelsäule entfernt.

Bei allen bisher behandelten Formen findet sich also der Besitz von Pleuralbögen gleichzeitig mit einer erheblichen Bedeutung der ventralen Muskulatur. Außer ihrer Wirkung auf die Baueingeweide, auf Becken und Schultergürtel nimmt sie auch bedeutenden Antheil an den vornehmlich zur Ortsbewegung dienenden Biegungen der Wirbelsäule.

Wir wollen jetzt weiter die Arten untersuchen, deren Pleuralbögen rückgebildet sind.

Zunächst beschäftigen wir uns mit einem Cottiden: *Platycephalus* spec.?. Der Fisch ist in dorso-ventraler Richtung ziemlich stark abgeplattet. Öffnet man ihn von der Bauchseite und untersucht die hintere Bauchwand, so findet man in dem vorderen und dem hinteren Theil des Rumpfes ein verschiedenes Verhalten der Muskulatur. Vorn bemerkt man zunächst, dass die Hauptmasse der ventralen Muskulatur ein erhebliches Stück von den Wirbelkörpern entfernt ist. Querschnitte sind geeignet, diese



*Platycephalus* spec.? Querschnitt durch die vordere Rumpfhälfte eines älteren Exemplars. 3/1. *a* mediale Theile der ventralen Rumpfmuskulatur. *Gr* Seitengräte. *W.K* Wirbelkörper Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

Verhältnisse deutlich zu demonstrieren (Fig. XIII). Der mediale Theil der bei den Cottiden besonders stark entwickelten Seitengräten (*Gr*) ist damit von der Ventralseite her leicht zugänglich.



Ventral liegt ihnen seitlich von der Wirbelsäule nur eine ganz dünne Schicht von Muskulatur ( $\alpha$ ) auf, die zwar der ventralen Seitenrumpfmuskulatur angehört, aber eine besondere Bedeutung gewonnen hat. Von der Ventralseite der Basalstumpfbasen entspringen nämlich langsehnig-schwache platte Muskeln, die schräg lateral- und kopfwärts ziehen und an dem ganz vorn gelagerten Beckengürtel Befestigung nehmen. In ihrer ganzen Länge liegen sie der Ventralfläche der Seitengräten an und finden sich in ihren lateralen Theilen zwischen letzteren und der Hauptmasse der ventralen Muskulatur. Für die Bewegungen der Wirbelsäule werden sie kaum in Betracht kommen.

Die ganze Lateralfläche der Wirbelsäule wird eingenommen von der dorsalen Muskulatur. Das Horizontalseptum liegt etwa in der Höhe der Ventralseite der Wirbelkörper ( $W.K.$ ).

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die laterale Lage der ventralen Rumpfmuskulatur keinen ursprünglichen Zustand vorstellt. Als ein solcher ist für die Teleostier viel eher das Verhalten der Muskulatur bei *Clupea*, *Salmo* und *Esox* anzusehen, denn hier haben wir auch ein primitiveres Verhalten des Stützapparates. Andererseits erkennen wir nach den obigen Ausführungen, dass die Abdrängung der ventralen Muskulatur von der Wirbelsäule die Bedeutung derselben einschränkt. Die Leistung für die Bewegungen des Schulter- und Beckengürtels, sowie als Bauchpresse bleiben zwar unvermindert, die Wirksamkeit auf die Wirbelsäule nimmt aber ab. Hiermit steht augenscheinlich das Fehlen der Pleuralbögen in Zusammenhang. Es ist klar, dass die mächtige Entfaltung der dorsalen Muskulatur die Minderung der ventralen kompensirt. Darauf beruht wiederum die starke Entfaltung der Seitengräten.

Gehen wir jetzt bei der Untersuchung der hinteren Bauchwand von *Platycephalus* weiter caudalwärts, so erkennen wir, dass die ventrale Muskulatur allmählich sich der Wirbelsäule nähert. Sie erreicht sie am 7. Rumpfwirbel und bleibt ihr von hier an dicht angeschlossen. Das nähere Verhalten der Muskulatur zeigt der in Fig. XIV wiedergegebene Querschnitt durch die hintere Rumpfhälfte. Die ganze laterale Fläche der Wirbelsäule wird eingenommen von der dorsalen Muskulatur, die ihr in breiter Masse anliegt. Das Horizontalseptum ( $S.hor$ ) geht beiderseits im Bereich jedes Wirbelkörpers von einem leistenartigen Vorsprung ( $l'$ ) der Unterfläche desselben aus, der mit dem anderseitigen eine Rinne begrenzt, in welcher die Aorta liegt. Lateralwärts fällt das Septum um ein Geringes nach der Ventralseite zu ab. In der nächsten Nähe der interverte-

bralen Abschnitte der Wirbelsäule vergrößert sich natürlich der Wirbelquerschnitt. Der mediale Rand beider Horizontalsepten liegt aber auch hier noch ein kleines Stück ventral von der Unterfläche der Wirbel.

Wenn also hier Abweichungen von dem Verhalten der Muskulatur in der

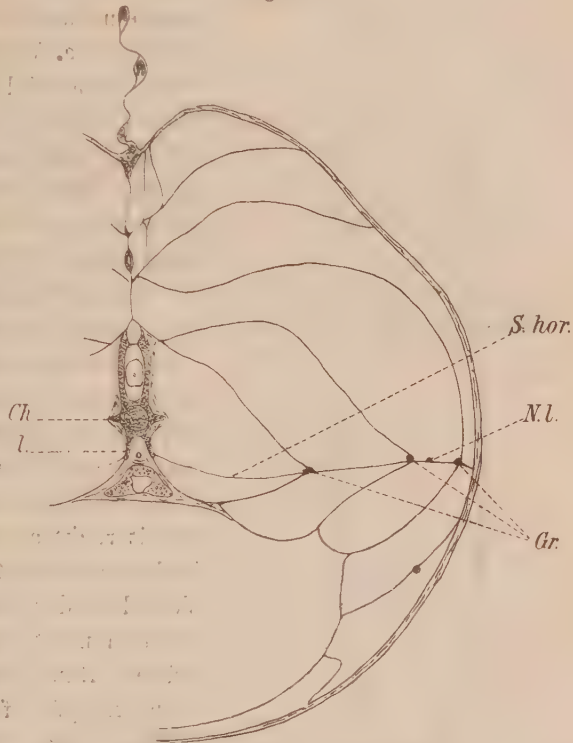
vorderen Körperhälfte bestehen, so gilt doch trotzdem die gleiche Beurteilung. Der Zustand der Muskulatur kann nicht als ein ursprünglicher angesehen werden, da auch ihr Stützapparat durch den Verlust der Pleuralbögen Abweichungen von der Norm zeigt. Als solche gilt uns ein Verhalten, das wir bei den mit Pleuralbögen ausgestatteten Fi-

schen (z. B. bei *Clupea*) fanden. Von diesem leitet sich der Befund im hinteren

Theil von *Platycephalus* ab durch eine Senkung des horizontalen Septums, d. h. durch eine Zunahme der dorsalen Muskulatur, eine Abnahme der ventralen. In Letzterem erkennen wir den Grund für die Rückbildung der unteren Rippen.

Einen ganz anderen Typus von Fischen stellt die zweite Form vor, die durch den Mangel von Pleuralbögen unser Interesse erregt: *Monacanthus fronticinctus* (Fig. XV). War *Platycephalus* in dorso-ventraler Richtung komprimirt, so ist *Monacanthus* in querrer Richtung zusammengedrückt, aber dafür entsprechend höher gebaut.

Fig. XIV.

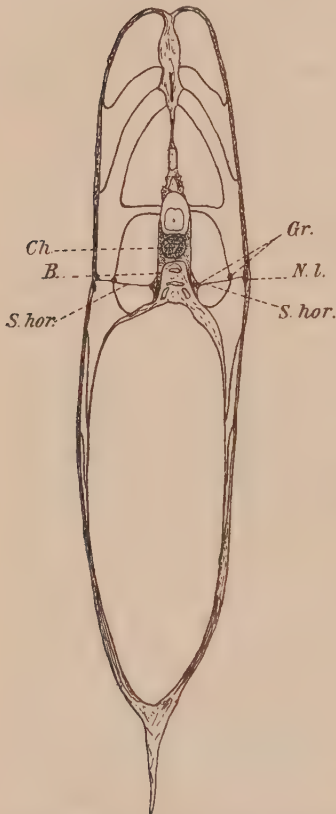


*Platycephalus* spec.? Querschnitt durch die hintere Rumpfhälfte eines jüngeren Exemplars. 5/1. Gr Seitengräte. l leistenartiger Vorsprung der Wirbelkörper. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

Auch *Monacanthus* zeichnet sich durch starke Seitengräten aus. Es wurde ein junges 16 mm langes Exemplar eingehend untersucht.

Betrachten wir einen Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes, so sehen wir sofort, dass das Horizontalseptum (*S. hor*) viel tiefer steht als bei *Clupea* und *Salmo*. Es liegt ein ganzes Stück ventral von der Wirbelsäule. Wie oben bereits bemerkt, trifft es medial auf die Enden der langen Basalstümpfe (*B*), die ventral gerichtet von den Wirbelkörpern ausgehen. Von der Berührung mit den Wirbelkörpern ist damit die ventrale Muskulatur völlig ausgeschlossen.

Fig. XV.



*Monacanthus fronticinctus*. Junges Exemplar. Querschnitt durch die Rumpfmittle. 7,5/1. Gr. Seitengräte. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

Dieses Verhalten ändert sich etwas in den vordersten Segmenten des Rumpfes. Hier divergieren die Basalstümpfe ventralwärts immer mehr und mehr. Die Folge davon ist, dass ihre Enden vorn etwas weiter dorsal liegen als in den hinteren Abschnitten des Rumpfes. Damit rückt aber auch das Niveau des horizontalen Septums etwas höher. Das Verhalten der Muskulatur wird jedoch dadurch nicht wesentlich geändert. Im dritten Rumpfssegment verlaufen die Basalstümpfe fast horizontal nach außen. Das Horizontalseptum ist von hier an nicht mehr erkennbar. Die Lage der Seitengräte zeigt aber die Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur an. Das mediale Ende der Gräten liegt bei der Länge der Basalstümpfe ein beträchtliches Stück von der Wirbelsäule entfernt. Auch hier

ist also die ventrale Muskulatur durch die dorsale völlig von der Seite der Wirbelkörper abgedrängt. Noch weiter vorn schieben sich zwischen Wirbelkörper und Muskulatur jederseits die Nieren ein. Damit wird die Ursprungsstelle der ersten Seitengräte am zweiten Rumpfwirbel dorsal verlagert, so dass sie sich an der Außenfläche der Neuralbögen vorfindet. Der Bereich der ventralen Muskulatur

greift also weit dorsalwärts vor. Wir werden ihr hier eine höhere Bedeutung für die Bewegungen der Wirbelsäule zusprechen müssen, als in den übrigen Theilen des Körpers. Dieser Zustand beschränkt sich aber auf einen ganz kleinen Bezirk, der gerade durch seine Lage unmittelbar am Kopfe die geringsten Biegungen ausführen kann.

Verfolgen wir andererseits das Verhalten der Muskulatur von der Rumpfmittle caudalwärts, so finden wir noch am Ende des Rumpfes den in Fig. XV wiedergegebenen Tiefstand des Horizontal-septums. Im Schwanz beginnt sich das Niveau desselben allmählich zu heben. In den hinteren Theilen des Schwanzes erreicht es die Höhe des queren Chordadurchmessers, die es bis zum Schwanzende beibehält.

Wir konstatiren also im weitaus größten Theil des Körpers von *Monacanthus* eine besonders tiefe Lage des horizontalen Septums. Wie schon wiederholt ausgeführt, bedeutet ein derartiger Zustand

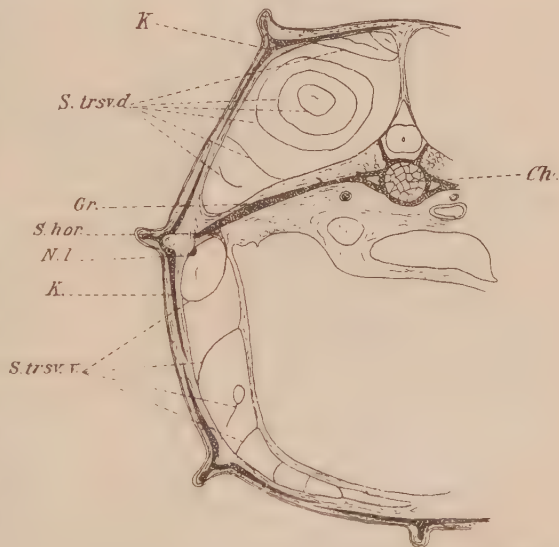
eine Beschränkung der Leistung der ventralen Muskulatur, für welche die dorsale

Rumpfmuskulatur kompensatorisch eintritt. Auch bei *Monacanthus* sind wir berechtigt, das Fehlen der Pleuralbögen auf diese Reduktion der ventralen Muskulatur zurückzuführen.

Ein anderes Verhalten der Muskulatur als *Monacanthus* und *Platycephalus* weist *Sygnathus* auf,

die dritte durch das Fehlen der Pleuralbögen ausgezeichnete Art, die zur Untersuchung kam. Dass die Seitengräten hier besonders stark entwickelt und synostotisch mit den Wirbelkörpern verwachsen sind, ist bekannt.

Fig. XVI.



*Sygnathus* spec.? 6 cm. Querschnitt durch die Rumpfmittle 43/1. Gr Seitengräte. K Knochenplatten des Hautpanzers. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

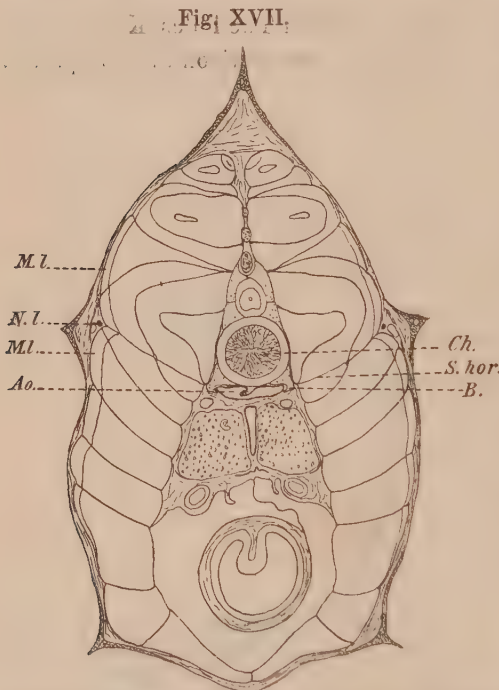


Im Rumpf ist die ventrale Muskulatur, wie Fig. XVI zeigt, außerordentlich weit von der Wirbelsäule abgerückt. Ihre transversalen Septen (*S.trsv.v*) befestigen sich am äußersten Ende der langen Seitengräten (*Gr*). Das horizontale Septum (*S.hor*) ist sehr schmal. In der Nachbarschaft der Gräten liegt die gesamte ventrale Muskulatur noch ein Stück unterhalb des Niveaus der Wirbelsäule (Fig. XVI). Vor und hinter den Gräten liegt das horizontale Septum etwas höher, überschreitet aber nicht das Niveau der Unterfläche der Wirbel. Am Schwanz hebt es sich bis zur Höhe des queren Durchmessers der Wirbelkörper.

Es ist ersichtlich, dass am Rumpf die Bedeutung der ventralen Muskulatur für die Biegungen der Wirbelsäule durch ihre Entfernung von

letzterer sehr beschränkt ist. Wiederum steht also das Fehlen der Pleuralbögen in Zusammenhang mit einer Minderung der Bedeutung der ventralen Muskulatur, verglichen mit derjenigen bei Formen mit Pleuralbögen.

Weniger deutlich ist der Zusammenhang beider Erscheinungen im hinteren Theil des Rumpfes von *Acipenser ruthenus*, in welchem, wie bekannt, die Pleuralbögen auf kurze Stummel reducirt sind. Vergleicht man einen Querschnitt durch diese Région (Fig. XVII) mit den Querschnitten durch den Vorderrumpf (Fig. IX a und b), so findet



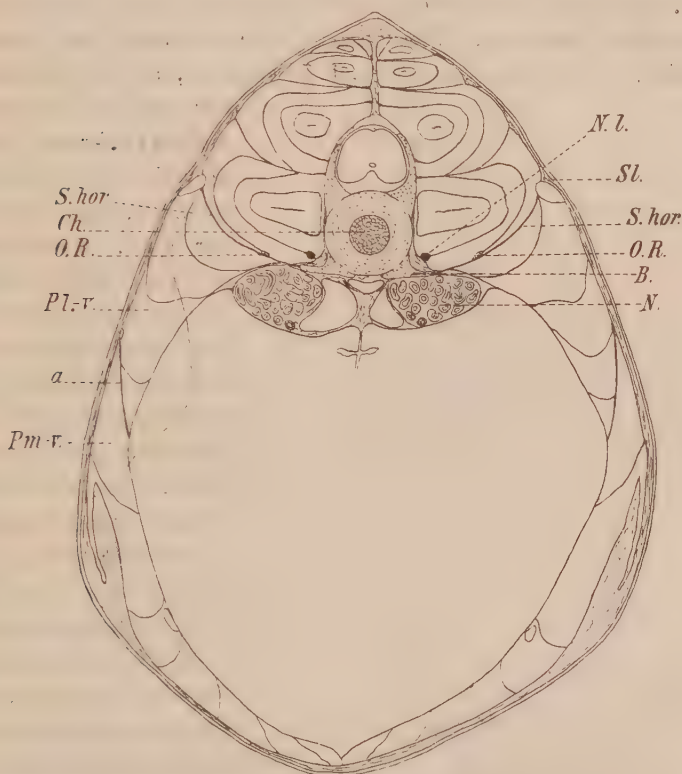
*Acipenser ruthenus*. 12 cm. Querschnitt durch den hinteren Theil des Rumpfes. 5,7/1. M.L. Muskel der Seitenlinie.

man allerdings eine erhebliche Differenz im Verhalten der Muskulatur. Die Innenfläche der Seitenrumpfmuskulatur in der Nähe des Horizontalseptums ist hinten viel mehr der Medianebene genähert als vorn. Gleichzeitig liegt aber der mediale Rand des horizontalen Septums etwas tiefer als vorn. Er befestigt sich an der Außen-

fläche der Enden der Basalstümpfe (*B*), die hinten nicht mehr den langen quer gerichteten Vorsprung aufweisen, wie es vorn der Fall ist, sondern von der Unterseite der Chorda schräg ventral und etwas lateral gerichtet ausgehen.

Durch dieses Verhalten reicht hinten die dorsale Muskulatur etwas weiter ventral als vorn. In der Höhe der Wirbelsäule liegt hinten ein kleinerer Abschnitt der ventralen Muskulatur als es vorn der Fall ist. Die Differenz scheint mir aber doch nicht genügend groß zu sein, um das Fehlen jeder Rippenbildung im hinteren Rumpfabschnitt gegenüber der starken Entwicklung der Pleuralbögen im Vorderrumpf verständlich zu machen.

Fig. XVIII.



*Mustelus vulgaris*. 7 cm. Querschnitt durch die Rumpfmittle. 14/1. *N* Niere. *St* Seitenlinie. *a* Septum innerhalb der ventralen Muskulatur zwischen *Pl.-v*: Pars latero-ventralis und *Pm.-v* Pars medio-ventralis. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

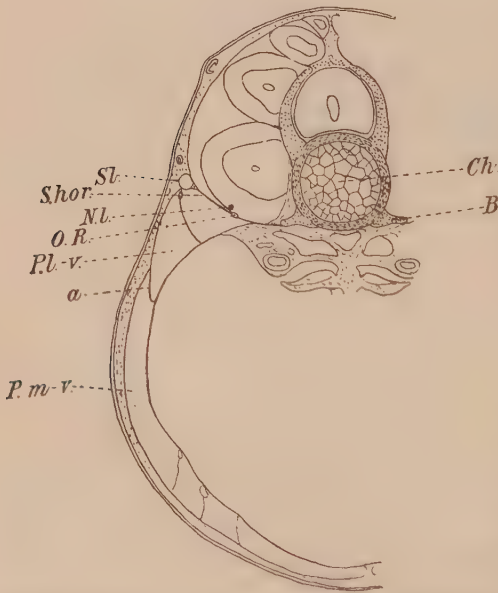
Wir wenden uns nunmehr zu den *Selachiern*.

Ein Querschnitt durch die Rumpfmittle eines 70 mm langen

*Mustelus vulgaris* weist, wie Fig. XVIII zeigt, eine außerordentlich starke Entwicklung der dorsalen Seitenmuskulatur auf. Die transversalen Myosepten sind in complicirter Weise gebogen, so dass wir vier über einander angeordnete Faltensysteme unterscheiden. Die dorsale Muskulatur nimmt die ganze Seitenfläche der Wirbelkörper ein und drängt die ventrale Muskulatur ganz von der Wirbelsäule ab. Das Horizontalseptum (*S.hor*) beginnt medial im Niveau der Unterfläche der Wirbelsäule von den Basalstümpfen (*B*) und zieht schwach dorsalwärts gebogen bis zur Seitenlinie, die etwa in der Höhe des Bodens des Rückgratkanals liegt (*Sl*).

Gegenüber der mächtigen dorsalen Muskulatur erscheint die einfacher gebaute ventrale Muskulatur verhältnismäßig schwach entwickelt. Es fehlen ihr die eng in einander gefügten Trichtersysteme der dorsalen Myomeren. Nur eine einfache Biegung ihrer Myomeren findet sich, wie bereits oben (pag. 157) erwähnt, an der Grenze (*a*)

Fig. XIX.



*Scyllium canicula*. 3.4 cm. Querschnitt durch die Rumpfmittle.  
26/1. Bezeichnungen wie in Fig. XVIII.

der beiden Unterabtheilungen (*Pl.v* und *P.m.v*), in welche sie zerlegt ist (GOETTE, HUMPHRY). Ferner sind, wie bekannt, der medialste Theil des Horizontalseptums und die ihm eingelagerten Anfangstheile der Rippen an ihrer ventralen Seite gar nicht von Muskulatur bedeckt. In den vorderen

Theilen des Rumpfes reicht also die ventrale Muskulatur weniger weit medialwärts als die dorsale. Weiter caudalwärts ändert sich dies. Das Horizontalseptum ist dann in ganzer Ausdehnung auf beiden Seiten von Muskulatur eingeschlossen.

Sehr ähnliche Verhältnisse wie *Mustelus* zeigte *Pristiurus melanostomus*.

Bei *Scyllium canicula* (von 34 mm) bestand, wie Fig. XIX zeigt,

die Abweichung, dass der laterale Rand des horizontalen Septums und damit die Seitenlinie (*Sl*) etwas tiefer liegt, als bei den zuerst erwähnten Formen. Beide lagen hier in der Höhe des queren Chordadurchmessers.

Wir vergleichen jetzt die Querschnitte der Selachier mit den Querschnitten der Forelle (Fig. XI). Der Unterschied des Selachierquerschnittes von dem des genannten Teleostiers beruht auf der außerordentlichen Entfaltung der dorsalen Muskulatur und der Zurückdrängung der ventralen Muskulatur bei dem ersteren. Es erscheint demnach unzweifelhaft, dass die ventrale Muskulatur der Selachier von verhältnismäßig geringerer Bedeutung ist, als die von *Salmo*. Ein Theil der Leistung für die Biegung der Wirbelsäule, die ihr dort zukommt, ist ihr bei den Selachiern durch die dorsale Muskulatur abgenommen.

Könnten wir nachweisen, dass der jetzige Zustand der Selachiermuskulatur kein primitiver ist, sondern sich von einem Verhalten ableitet, in welchem der ventralen Muskulatur eine größere Bedeutung zukam, als es jetzt der Fall ist, so würde es verständlich sein, warum die unteren Rippen geschwunden sind, was wir ja als wahrscheinlich annehmen (vgl. pag. 153 u. 154), und nur die oberen sich erhalten haben.

Wir untersuchen Querschnitte durch einen jungen, 23 mm langen Embryo von *Mustelus vulgaris* (Fig. 7 Taf. XIV). Zunächst beobachten wir, dass die Gestaltung des Querschnittes abweicht von dem des älteren Thieres. Er ist schmaler, verhältnismäßig höher als dort und besitzt mehr die Form, die er bei *Salmo* zeigt. Die Seitenmuskulatur ist noch nicht in einen dorsalen und ventralen Theil zerlegt. Dennoch kann man bereits die Lage des späteren Horizontalseptums und damit den Bereich der dorsalen und ventralen Muskulatur bestimmen. In der Höhe des queren Chordadurchmessers findet sich nämlich eine von außen her in die Muskulatur eindringende Furche. Sie ist gegen die ventrale zellige Leiste gerichtet, welche, die Basalstumpfanlagen enthaltend, der Chorda ansitzt (*L*). Die Furche entspricht der Seitenlinie. Sie enthält in ihrem Grunde ein longitudinal verlaufendes Blutgefäß. Nach außen von ihm liegt der Ramus lateralis nervi vagi (*N.l.*), der später unmittelbar an der Wirbelsäule lagert. Denkt man sich an dem beschriebenen Querschnitt die ventrale Begrenzung der erwähnten Furche medialwärts weitergeführt, so würde die Muskulatur von einer schräg ventralwärts absteigenden Scheidewand durchsetzt, die einen dorsalen und



einen ventralen Abschnitt von einander trennt. Die Scheidewand würde ihrer Lage nach, wie der Vergleich mit älteren Stadien zeigt, dem Horizontalseptum entsprechen.

Vergleichen wir jetzt Fig. 7 Taf. XIV mit dem Querschnittsbild eines älteren *Mustelus* (Fig. XVIII), so fällt uns vor Allem auf, dass in dem jüngeren Stadium die dorsale Muskulatur noch nicht in der Weise das Übergewicht über den ventralen Theil besitzt, wie später. Einmal fehlen ihr noch die complicirten Biegungen ihrer Myomeren, dann reicht sie noch nicht so unmittelbar an die Wirbelsäule heran; endlich erstreckt sie sich noch nicht so weit ventralwärts herab wie bei den älteren Thieren. Dem Niveau der ventralen Theile der Wirbelsäule entspricht ausschließlich ein Abschnitt der ventralen Muskulatur, während später auch dorsale Muskulatur in diesem Bereich liegt. Daraus geht hervor, dass die Bedeutung der dorsalen Muskulatur beim älteren Thier relativ größer ist als beim jungen Embryo.

Der laterale Rand des Horizontalseptums liegt anfänglich etwas tiefer als später. Er findet sich beim 23 mm langen Embryo in der Höhe des Querdurchmessers der Chorda, später über diesem Niveau.

Vergleichen wir jetzt das Verhalten der ventralen Muskulatur in den beiden Stadien mit einander, so finden wir einmal, dass die Entwicklung derselben mit der dorsalen Muskulatur nicht gleichen Schritt hält. Dann vor Allem erkennen wir, dass die ventrale Muskulatur später durch die dorsale von der Wirbelsäule abgedrängt wird. Dieses Verhalten wird am klarsten, wenn wir den Durchmesser des Wirbelsäulenquerschnittes als Maßstab nehmen. In halber Chordahöhe finden wir in dem jungen Stadium bereits im Abstand des halben Querdurchmessers von der Elastica die ventrale Muskulatur, im älteren dagegen erst in einer Entfernung, welche die Länge des Querdurchmessers übersteigt. Aus diesen Thatsachen, in Zusammenhang mit den oben gemachten Bemerkungen über die Bedeutung derartiger Veränderungen, ergibt sich, dass die ventrale Muskulatur der Selachier während des embryonalen Lebens an funktionellem Werth einbüßt, indem ein Theil ihrer Leistung für die Bewegung der Wirbelsäule von der dorsalen Muskulatur übernommen wird. Dass ein ähnlicher Vorgang für die phylogenetische Entwicklung anzunehmen ist, erscheint mehr als wahrscheinlich.

Gesetzt, dass die Vorfahren der Selachier früher obere und untere Rippen gleichzeitig besessen haben, so ist es nach dem eben Mitgetheilten verständlich, dass bei der jetzigen Gestaltung der Mus-

kulatur ein Paar von Rippen in jedem Segment genügte. Es ist auch begreiflich, dass das ventrale Paar schwand, das dorsale dagegen bei seinen Beziehungen zu beiden Theilen der Muskulatur (s. o.) erhalten blieb<sup>1</sup>.

Wir können nunmehr die Untersuchung der Frage, warum in einer Reihe von Fällen die unteren Rippen (Pleuralbögen) geschwunden sind, abschließen. Ihre Rückbildung erklärt sich allgemein aus einer Abnahme der Bedeutung der ventralen Muskulatur, in deren Dienst sie stehen. Nur bei *Acipenser* lagen diese Verhältnisse nicht klar. Überall sonst, bei *Calamoichthys*, *Platycephalus*, *Monacanthus*, *Sygnathus*, bei den Squaliden, also bei Vertretern verschiedenster Ordnungen und Familien macht es die Minderung der Leistung der ventralen Muskulatur verständlich, dass zu ihrer Befestigung die oberen Rippen resp. die Seitengräten ausreichen. Dass aber diese erhalten bleiben, erklärt sich aus ihrer doppelten Bedeutung für den dorsalen wie für den ventralen Theil der Seitenmuskulatur. Warum jedoch die bezeichneten Umbildungen des Muskelsystems eintreten, ist eine Frage, die ihrer Lösung noch harret.

## b. Das Fehlen von oberen Rippen.

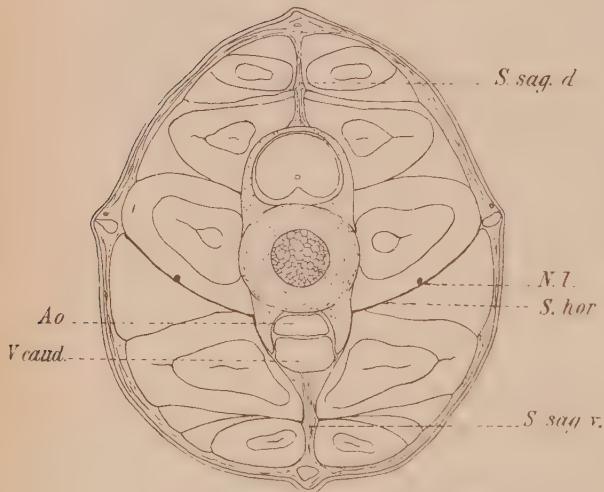
Wir legen uns jetzt die Frage vor, warum bei den *Dipnoern* und den meisten *Ganoiden* die oberen Rippen gänzlich fehlen. Wir sahen, dass nichts dafür spricht, dass bei ihren Vorfahren obere Rippen bestanden haben. Es ist aber nicht möglich, aus dem Verhalten der Muskulatur einen Grund für das Fehlen der oberen Rippen zu erkennen. Wir sahen nun, dass voraussichtlich die unteren Rippen (Pleuralbögen) phylogenetisch vor den oberen entstanden. Es bleibt in Zusammenhang damit nichts übrig, als anzunehmen, dass es sich hier um einen der häufigen Fälle handelt, in denen

---

<sup>1</sup> Dass die Selachier, wie wir eben sahen, im allgemeinen Verhalten ihrer Stammesmuskulatur keineswegs primitive Verhältnisse aufweisen, wird nicht Wunder nehmen, wenn man berücksichtigt, dass derartig gewandte Schwimmer, wie die Selachier, nothwendig ein hochentwickeltes lokomotorisches Muskelsystem besitzen müssen. Dass aber diejenigen Theile der Stammesmuskulatur, welche weniger der Ortsbewegung dienen, sondern vor Allem als Bauchpresse wirken, primitive Verhältnisse bewahrt haben, hat F. MAURER in seiner oben bereits citirten Arbeit über die ventrale Rumpfmuskulatur nachgewiesen.

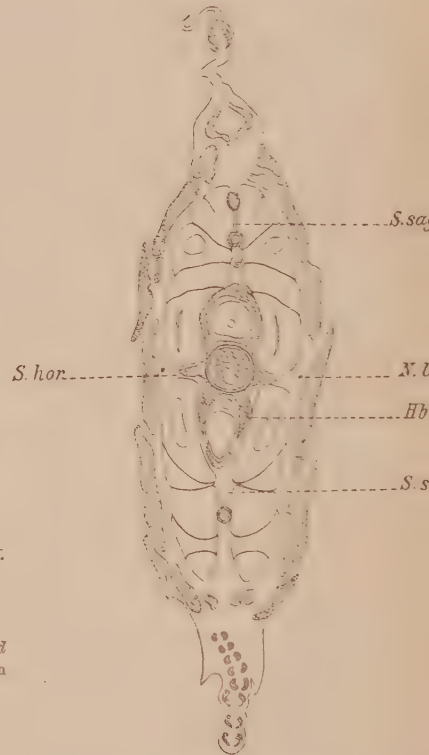
eine Form auf primitiver Stufe verharret und einen Organisationsfortschritt nicht erreicht, den andere Arten erwarben. Ähnliche Fälle liegen ja in Menge vor. Hierher gehört das Fehlen von Knochenbildung am inneren Skelet der Selachier, der Mangel einer Wirbelkörperbildung am Achsenskelet der Dipnoer und der Knorpelganoiden u. s. w.

Fig. XX.



*Mustelus vulgaris*. 7 cm. Querschnitt durch den Schwanz. 20/1. *S. sag. d* und *v* dorsales und ventrales Sagittalseptum. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 215.

Fig. XXI.



*Calamoichthys Calabaricus*. Querschnitt durch Schwanz. 19/1. *Hb* Hämalbogen. Sonstige Bezeichnungen wie in Fig. XX.

Die Rückbildung der oberen Rippe bei *Salmo* ist mir nur durch die Annahme begreiflich, dass sie mit dem Auftreten der schiefen Rückengräten in Zusammenhang steht.

Verständlicher dagegen ist es, warum die oberen Rippen der Selachier und Crossopterygier in der Schwanzregion schwinden. Der Querschnitt (Fig. XX und XXI) durch den Schwanz von *Mustelus* und *Calamoichthys* zeigt, dass hier die ventrale Muskulatur im Gegensatz zu ihrem Verhalten im Rumpf fest an die Wirbelsäule und ihre

ventralen Bogen angeschlossen ist, dass außerdem ihre beiden Hälften innig mit einander durch das ventrale Sagittalseptum (*S.sag.v*) zusammenhängen. Dieses ganze Verhalten giebt der gesammten Muskulatur einen viel festeren Halt, als ihr am Rumpf zukam und erklärt damit das Fehlen weiterer Befestigungsapparate, also dasjenige der oberen Rippen.

---

Wenn wir jetzt den dritten Theil unserer Arbeit abschließen, so geschieht es in dem Bewusstsein, dass in ihm gerade erst der Anfang einer Klärung der einschlägigen Fragen gemacht worden ist. Zunächst konnte nur ein verhältnismäßig kleiner Kreis von Arten untersucht werden. Dann bewegen wir uns auf einem Gebiet der Morphologie, das nur bei eingehender Berücksichtigung der physiologischen Verhältnisse behandelt werden kann, und doch fehlen vor der Hand gerade hier genauere Kenntnisse. Endlich haben wir vielfach mit Faktoren zu thun, die sich einer exakten Beurtheilung entziehen: Der specielle Charakter der Organismen, wenn ich so sagen darf, macht sich überall dort geltend, wo Veränderungen eintreten und beherrscht das Maß und die Richtung der Umbildung.

Allgemeineres Interesse beanspruchen aber die berührten Fragen dadurch, dass sie mit der Geschichte der Stammesmuskulatur auf das innigste verknüpft sind. Das Problem, das sich hier in erster Linie darbietet, betrifft die Entstehung der Scheidung der Rumpfmuskulatur in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt durch das horizontale Septum, das ja eine relativ späte Erwerbung in der Wirbelthierreihe darstellt (RABL). Es gehört ein umfassenderes Material dazu, als mir zu Gebote steht, um diese Frage in Angriff zu nehmen. Das Vorhandensein embryologischen Materials gerade von den hierfür wichtigsten Formen, von Dipnoern und Ganoiden, in den Händen verschiedener Forscher, lässt einen Fortschritt unserer Erkenntnis auch in dieser Richtung erhoffen.

Den 24. Mai 1895.



## Literaturverzeichnis.

---

- I. F. M. BALFOUR and W. N. PARKER, On the Structure and Development of *Lepidosteus*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLXXIII. Part II. London 1882.
  - II. F. M. BALFOUR, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
  - III. G. BAUR, Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenklatur. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. Nr. 4. Jena 1894.
  - IV. C. BRUCH, Vergleichend-osteologische Mittheilungen. III. Über eigenthümliche Anhänge der Fischwirbel. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XI. Heft 2. Leipzig 1862.
  - V. L. DOLLO, Sur la Morphologie des Côtes. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. T. XXIV. pag. 1. Paris 1892.
  - VI. — Sur la Morphologie de la Colonne vertébrale. Ibidem. T. XXV. pag. 1. Paris 1893.
  - VII. C. GEGENBAUR, Über die Entwicklung der Wirbelsäule des *Lepidosteus*, mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft. Bd. III. Leipzig 1867.
  - VIII. — Einige Bemerkungen zu GOETTE's »Entwicklungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere«. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. Heft 2. Leipzig 1876.
  - IX. A. GOETTE, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XV u. XVI. Bonn 1878 und 1879.
  - X. B. GRASSI, Lo sviluppo della colonna vertebrale ne' pesci ossei. Atti della R. Accademia dei Lincei 1882—1883. Roma 1883.
  - XI. C. HASSE und G. BORN, Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zoolog. Anzeiger. II. Jahrgang. Nr. 21. Leipzig 1879.
  - XII. B. HATSCHKE, Die Rippen der Wirbelthiere. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft auf der dritten Versammlung. Ergänzungsheft zu: Anat. Anzeiger. IV. Jena 1889.
  - XIII. AUGUST MÜLLER, Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. Jahrgang 1853. Berlin.
  - XIV. JOHANNES MÜLLER, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.
  - XV. C. RABL, Theorie des Mesoderms. Fortsetzung. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. Heft 1. Leipzig 1892.
  - XVI. C. SCHEEL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morphol. Jahrbuch. Bd. XX. Heft 1. Leipzig 1893.
  - XVII. R. WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1893.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren, auch für die Textabbildungen, geltende Bezeichnungen.

## Tafel XIII—XVI.

<i>A.interv</i> Arteria intervertebralis,	<i>Nl</i> Nervus lateralis,
<i>Ao</i> Aorta,	<i>O.R</i> obere Rippe resp. Anlage,
<i>B</i> Basalstumpf- resp. Basalstumpfanlage,	<i>Pb</i> Pleuralbogen (= untere Rippe) resp. Anlage,
<i>B-R</i> Basalstumpf-Rippenanlage,	<i>R</i> Rippe resp. Rippenanlage,
<i>Ch</i> Chorda dorsalis,	<i>S</i> Myoseptum,
<i>Ch-Sch</i> Chordascheide,	<i>S.hor</i> Septum horizontale,
<i>El</i> Tunica elastica der Chorda,	<i>Spn</i> Spinalnerv,
<i>G</i> Spinalganglion,	<i>S.trsv.d u. v</i> Septum transversale dorsale und ventrale,
<i>L</i> ventrale Längsleiste } der Wirbel-	<i>V.card</i> Vena cardinalis,
<i>L'</i> dorsale Längsleiste } säulenanlage,	<i>V.caud</i> Vena caudalis,
<i>M</i> Muskulatur,	<i>V.interv</i> Vena intervertebralis.
<i>M.sp</i> Medulla spinalis,	
<i>N</i> Neuralbogen,	

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparats entworfen.

In Fig. 1—6 sowie 14 ist der Knorpel blau gehalten.

- Fig. 1. *Calamoichthys Calabaricus*. Querschnitt. Laterales Ende einer oberen Rippe (*O.R*). 60/1. *K* Knochenplatte des Hautpanzers.
- Fig. 2. *Acanthias vulgaris*. Rippen-Basalstumpfverbindung. 45/1. *a* peripherisches, gelenkkapselähnliches Band zwischen Basalstumpf (*B*) und Rippe (*R*). *b* locker gefügtes Zwischengewebe. Die verkalkten Theile der Rippe und des Basalstumpfes sind braun gehalten.
- Fig. 3. *Salmo fario*. 2,4 mm. Schwanzanfang. Horizontaler Längsschnitt, ventral von der Chorda. 160/1. *P.sp* Querschnitt des Processus spinosus des letzten Pleuralbögen (*Pb*) tragenden Hämalbogens. *S.sag.v* ventrales Sagittalseptum.
- Fig. 4. *Monacanthus tomentosus*. Querschnitt. 230/1. Ende des Basalstumpfes (*B*) mit Anfangstheil der sogenannten Seitengräte (*O.R*). Knorpelgewebe braun.
- Fig. 5. *Salmo fario*. Querschnitt. 160/1. Obere Rippe (*Cartilago intermuscularis* BRUCH's) (*O.R*) in ihrer Lage an der Kreuzung des Horizontalseptums (*S.hor*) und des Transversalseptums (*S.trsv.d* und *v*).
- Fig. 6. *Clupeide (Engraulis?)*. Querschnitt. 160/1. Rest der oberen Rippe (*Cartilago intermuscularis* BRUCH's) (*O.R*). Zur Orientierung vergleiche Fig. XII pag. 200. *Gr*-Seitengräte. *A* Septum zwischen dem Muskel der Seitenlinie (links) und der Hauptmasse der Rumpfmuskulatur (rechts).

- Fig. 7. *Mustelus vulgaris*. 23 mm. Querschnitt. 100/1. *A* Verbindung der ventralen Leiste (*L*) mit dem Gewebe der Transversalsepten. Rechts ist das Verhalten der Leiste vor resp. hinter dieser Verbindung dargestellt.
- Fig. 8. *Mustelus vulgaris*. 21 mm. Horizontaler Längsschnitt durch die ventrale Leiste (*L*). Basalstumpf-Rippenanlage (*B-R*) und ihr Verhalten zum transversalen Septum (*S*). Die Chorda (*Ch*) zeigt hier keine Abgrenzung nach rechts, da der Schnitt nur den ventralen Theil der Chorda getroffen hat und folglich ihre Hülle schief durchschneidet (vgl. Fig. 7).
- Fig. 9. *Mustelus vulgaris*. 35 mm. Horizontaler Längsschnitt im Niveau der ventralen Leisten (*L*). 108/1. Diese hier bereits segmentirt. Der Schnitt ist nicht genau horizontal. Die Chordascheide (*Ch-Sch*) ist nicht scharf begrenzt, die Elastica nicht sichtbar, da beide schief durchschnitten (s. Erklärung zu Fig. 8).
- Fig. 10. *Mustelus vulgaris*. 48 mm. Horizontaler Längsschnitt durch das Niveau der ventralen Leisten (*L*). 130/1. In den ventralen Theilen derselben bereits hyaline Grundsubstanz (hellbraun gehalten). Dasselbe im Bereich der Rippen (*R*). *a* in der Entwicklung zurückgebliebener Theil der Basalstumpf-Rippenanlage.
- Fig. 11. *Mustelus vulgaris*. 48 mm. Querschnitt durch die Basalstumpf-Rippenanlage in den vorderen Theilen des Rumpfes. 160/1. Bezeichnung s. Erklärung zu Fig. 10.
- Fig. 12. *Mustelus vulgaris*. 48 mm. Dasselbe Exemplar wie in Fig. 11. Querschnitt durch die Anlage der (rudimentären) vorletzten Rippe (*R*). 160/1. Die Chordascheide (*Ch-Sch*) und Muskulatur (*M*) nicht ausgeführt. *b* Bindegewebe zwischen Rippe und Basalstumpf (*B*).
- Fig. 13. *Mustelus vulgaris*. 70 mm. Querschnitt durch einen Wirbel. 69/1. *a* Verbindungsstelle zwischen Basalstumpf (*B*) und Rippe (*R*). *N* Neuralbogen (nicht vollständig getroffen).
- Fig. 14. *Mustelus vulgaris*. 70 mm. Dasselbe Exemplar wie in Fig. 13. Querschnitt. Verbindung zwischen Basalstumpf (*B*) und Rippe (*R*) stark vergrößert. 290/1. Hämatoxylinpräparat. Hyaline Knorpelgrundsubstanz blau gehalten. *a* s. bei Fig. 13.
- Fig. 15. *Pristiurus melanostomus*. 24 mm. Querschnitt durch die Basalstumpf-Rippenanlage. 290/1. *a* in der Entwicklung zurückgebliebenes Stück der einheitlichen Basalstumpf-Rippenanlage, der späteren Abgliederungsstelle entsprechend. Bereich der hyalinen Grundsubstanz hellbraun.
- Fig. 16. *Pristiurus melanostomus*. 34 mm. Querschnitt durch die Basalstumpf-Rippenanlage, Rumpfmittle. 270/1. Die Anlage durchweg hyalinknorpelig. Knorpelgrundsubstanz an der späteren Abgliederungsstelle (*a*) geringer entwickelt.
- Fig. 17. *Pristiurus melanostomus*. 34 mm. Dasselbe Exemplar wie in Fig. 16. Querschnitt durch die vorletzte Schwanzrippe. 250/1. Chordascheide (*Ch-Sch*) nicht ausgeführt. *a* s. Erklärung zu Fig. 15 und 16.
- Fig. 18. *Torpedo ocellata*. 15 mm. Querschnitt. Rumpfmittle. 100/1. Die laterale Urwirbellamelle ist eben im Begriff sich aufzulösen. *M* mediale Urwirbellamelle mit einer dicken Lage von Muskelfibrillen. *A* Zellen-

brücke zwischen dem skeletoblastischen Gewebe in der Umgebung der Chorda und den Transversalsepten. *b* WOLFF'scher und MÜLLER'scher Gang.

Fig. 19. *Salmo salar*. 55. Tag. Querschnitt. 210/1. Basalstumpf (*B*) und Anlage der unteren Rippe (Pleuralbogen) (*Plb*) des nächst vorderen Wirbels. *C* Bindegewebe an der Innenfläche der ventralen Muskulatur (*M*). *W.g* WOLFF'scher Gang.

Fig. 20. *Salmo fario*. 24 mm. Querschnitt. 290/1. Hyaline Knorpelgrundsubstanz hellbraun. Einheit des Basalstumpfes (*B*) und des Pleuralbogens (*Plb*). *a* spätere Abgliederungsstelle, markiert durch geringere Entwicklung der Knorpelgrundsubstanz. *K* Knochenbelag des Pleuralbogens.

---



# Über die Persistenz des Ligamentum hepatocavoduodenale beim erwachsenen Menschen in Fällen von Hemmungsbildungen des Situs peritonei.

Von

**Dr. Hermann Klaatsch,**

Professor in Heidelberg.

---

Mit Tafel XVII und 1 Figur im Text.

---

Wenn meine auf vergleichend anatomischer Basis gewonnenen Anschauungen über den Situs peritonei des Menschen richtig sind, so werden dieselben sich auch in Fällen abnormer Lagerung des Darmkanales bewähren müssen. Mit Recht wird man verlangen dürfen, dass solche Fälle, so weit sie auf Hemmungsbildungen und nicht auf rein sekundäre pathologische Processe sich beziehen, von meinen Untersuchungen aus beleuchtet werden müssen, und andererseits wird derjenige, welcher meine Anschauungen theilt, eben solche Fälle als werthvolles Material zur Erkenntnis der Phylogenese der menschlichen Mesenterien begrüßen.

Zu einer solchen Probe auf die Richtigkeit meiner Ansichten bieten sich nun zwei Fälle dar, von denen der eine im Tübinger anatomischen Institute beobachtet und von GROENROOS<sup>1</sup> im anatomischen Anzeiger beschrieben wurde, während der zweite mir selbst ganz kürzlich hier in Heidelberg zur Beobachtung kam. Die Kenntnis des letzteren Falles verdanke ich der Güte des Herrn Geheimrath ARNOLD hier, in dessen pathologisch-anatomischen Institut am

---

<sup>1</sup> H. GROENROOS, Über einen Fall abnormer Lagerung des Darmkanales beim Erwachsenen. *Anatom. Anzeiger*. IX. Jahrgang (1893). Nr. 4. pag. 90. Vgl. auch FRORIEP. in: *Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Göttingen*. pag. 41 (1893).

22. Mai dieses Jahres bei der Sektion eines 29jährigen an Phthisis pulmonum und Pneumothorax verstorbenen Mannes die hier zu beschreibende hochinteressante Abnormität der Mesenterien gefunden wurde.

In der richtigen Erkenntnis, dass hier ein für meine vergleichend anatomischen Untersuchungen sehr wichtiger Befund vorliege, hatte Herr Geheimrath ARNOLD die Freundlichkeit, mich über das Vorkommen zu benachrichtigen und mir die Untersuchung und Publikation desselben zu überlassen.

Es ist mir ein Bedürfnis, für dieses gütige Entgegenkommen Herrn Geheimrath ARNOLD hiermit meinen innigen Dank auszusprechen.

Der Zustand, um den es sich hier handelt, ist in den wichtigsten Punkten völlig verschieden von den Befunden des Tübinger Falles, wenn auch in mancher Hinsicht sich Übereinstimmungen zwischen beiden darbieten.

Jeder der beiden Fälle ist für sich sehr werthvoll, und jeder in einer anderen Richtung; kombinirt legen beide Fälle für die Vorgeschichte des menschlichen Situs ein Zeugnis ab, welches meine frühesten Erwartungen übertrifft.

Ich werde zunächst den Heidelberger Fall ausführlich darlegen und beurtheilen, um ihn sodann mit dem Tübinger zu vergleichen.

Als ich den vorliegenden Fall zur Prüfung erhielt, bot sich mir folgender Befund dar:

Leber, Nieren und Milz waren entfernt, doch zeigten dieselben nach den Angaben des Herrn Prof. ERNST nichts Abnormes; auch soll das For. Winslowii frei durchgängig gewesen sein. Der Magen war dislocirt und bot nichts Auffallendes.

Das Omentum majus ist relativ gering entwickelt. Nur auf der linken Seite zeigt es eine etwas stärkere Entfaltung und steht mit dem Enddarm in Beziehung. Im Übrigen entbehrt dasselbe gänzlich jeglichen Konnexes mit dem Enddarm. Das Omentum majus bietet bezüglich der vollständigen Erhaltung seines Lumens einen niederen Zustand dar. Nirgends finden sich Verklebungen der beiden Lamellen.

Der Pylorus liegt in der Höhe des ersten Lendenwirbels.

Das Duodenum liegt vollständig frei zu Tage. Mit seiner

rechten Fläche liegt es in normaler Weise der Wirbelsäule und seitlichen Bauchwand auf; über die Beziehungen zur Niere konnte leider nicht mehr geurtheilt werden.

Das Duodenum ist verhältnismäßig sehr mächtig entwickelt und bietet darin einen embryonalen Befund dar, auch ist sein Durchmesser etwas bedeutender als sonst. Es beschreibt einen fast vollständigen Kreisbogen, steigt abwärts bis zum oberen Rand des dritten Lendenwirbels, um wieder empor zu ziehen in derartig steilem Verlauf, dass seine Übergangsstelle ins Jejunum gerade vor den Pylorus zu liegen kommt. Von dem tiefsten, also am weitesten caudal gelegenen Punkte des Duodenum entspringt eine ziemlich mächtige, annähernd dreieckig geformte Mesenterialplatte. Ohne Weiteres ist klar, dass wir hier ein Lig. cavoduodenale vor uns haben, und zwar in einer Vollständigkeit der Ausbildung, wie man es besser nicht erwarten kann. Das Band besitzt einen freien ventralen Rand, der, bei leichter Anspannung sich bedeutend zuschärfend, uns zur Gegend der Vena cava führt und weiter caudal bis auf die Vena iliaca dextra, ja bis nahe zum Arcus cruralis zu verfolgen ist. Nach rechts hin besitzt das Lig. cavoduodenale eine Abzweigung, welche mit nach vorn konkvem freien Rand sichelförmig zur seitlichen Bauchwand sich erstreckt und wohl bis zur Niere gereicht haben wird.

Die Mitteldarmschlingen besitzen ein langes gemeinsames Mesenterium, welches nicht aus einer gewöhnlichen sekundären Radix bezogen wird, sondern kontinuierlich in das Mesenterium des Enddarmes übergeht. Zu diesem wenden wir uns zunächst.

Seine caudalen Theile bieten einen ganz normalen Befund dar. Die Flexura sigmoidea ist gut entwickelt, ein Recessus intersigmoideus wird in sehr starker Entfaltung angetroffen. Hier besteht ein Mesenterium, welches sich der rechten Bauchwand nur unvollständig angeschlossen hat. Auch das Colon descendens ist nicht in der gewöhnlichen Weise fixirt und besitzt ein mäßig langes Mesenterium. Aufwärts steigend, gelangen wir zu einer scharfen Knickungsstelle des Colon in der Gegend der Milz. Da diese entfernt ist, kann ich leider über das Verhalten des Lig. rectolienale keine genügenden Aufschlüsse geben. So viel ist sicher, dass hier an dieser wohl als Flexura coli lienalis zu deutenden Stelle leichte Beziehungen des Colon zum Omentum majus bestehen, ob dieselben aber unmittelbare sind oder ob sie durch ein Lig. rectolienale (oder colicolienale) vermittelt werden, muss ich dahingestellt lassen. Die Hauptsache ist,

dass nach rechts von diesem Punkte jegliche Beziehung des Enddarmes zum Omentum majus aufhört. Das Colon zieht von der Flexura lienalis in querer Richtung nach rechts hinüber, eine Strecke weit unter dem Pankreas her, ohne Mesenterium der Wirbelsäule eng angelagert, und erreicht das Lig. cavoduodenale (s. Taf. XVII und die Textfigur).

An dieses ist es befestigt, und zwar sehr fest. Wir haben gerade an diesem wichtigen und kritischen Punkte den Recessus duodenojejunalis, oder besser gesagt, rectoduodenalis zu suchen. Der letztere Name kann in unserem Fall Anwendung finden. Wir finden an der Stelle des Recessus eine leichte Grube zwischen zwei Falten, deren rechte in den Rand des Lig. cavoduodenale übergeht, aber der Recessus als solcher ist nicht sehr stark entwickelt, ein Punkt, über dessen Erklärung ich mich später noch äußern werde.

Von dieser Anheftungsstelle des Enddarmes am Lig. cavoduodenale aus hebt er sich frei empor und bekommt wieder ein langes Mesenterium, welches ohne irgend eine Abgrenzung in das Mesenterium des Ileum übergeht. Dieser freie Theil des Enddarmes, welcher das normale Colon transversum und ascendens in sich schließt, hat die bedeutende Länge von einem halben Meter. Seine Beschaffenheit bezüglich der Taenia und Haustra stimmt vollkommen mit derjenigen des übrigen Enddarmes überein und es besteht hierin keine Abweichung von der Norm.

Besonders frappirend wirkt es natürlich, dass das Cöcum jeglicher Fixation entbehrt. Vielleicht steht hiermit der sehr geringe Entwicklungsgrad dieses Darmtheiles zusammen. Wenigstens ist das Cöcum selbst eine unbedeutende Ausbuchtung des Colons, während der Proc. vermiformis eine nicht unbeträchtliche Länge besitzt. An ihm fällt das sehr ausgedehnte, als dreieckige Platte aus dem allgemeinen Gekröse sich erhebende Mesenteriolum auf.

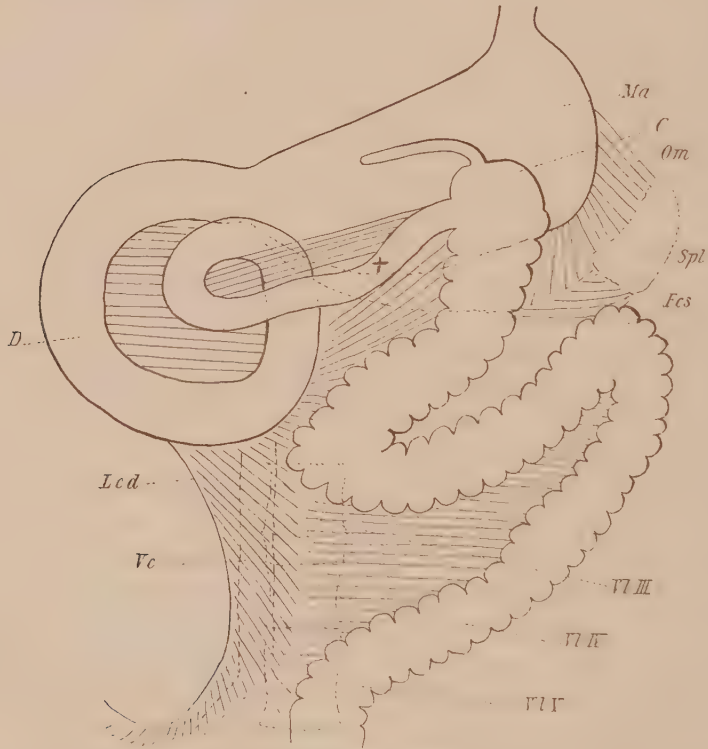
Das Pankreas ist ganz normal und lagert über der Art. mesenterica sup. Auch diese zeigt, so viel ich konstatiren konnte, keine Abweichung; der von mir als Fortsetzung des Stammes betrachtete Ileocöcaltheil zeigte das gewöhnliche Verhalten.

Die Art. mesenterica sup. liegt in jener Mesenterialplatte, welche sich zwischen Duodenum und dem Enddarm ausspannt. Dieselbe lässt sich am besten übersehen, wenn man sämtliche Darmschlingen kopfwärts emporschlägt, wie es auf der Taf. XVII dargestellt ist. Dann erkennt man die Beziehungen dieses Mesenterialtheils, seine Lage über dem Lig. cavoduodenale und seine allmähliche Verbreiterung



zum Mesenterium commune (*Mes.com*). Dieser Stiel des Mesenterium commune stellt offenbar nichts Anderes dar als jene Platte, die ich bei niederen Säugethieren als primäre Radix mesenterii bezeichnet habe. An seiner unteren Fläche hängt es mit dem Lig. cavoduodenale (rectoduodenale) zusammen.

Ich habe in meiner früheren Arbeit (92<sup>1</sup>) gezeigt, dass der normale Situs durch die Drehung dieses primären Radix zu Stande kommt. Dieselbe stellt somit in ihrer selbständigen Erscheinungsform eine vorübergehende Bildung dar.



Schema des Darmkanals des hier beschriebenen Falles (Mann, 29 Jahr alt). *Ma* Magen, *D* Duodenum, + bezeichnet die Stelle der Jejunum-Ileum-Schlingen. *C* Cöcum, *Co* Colon, *Fcs* Flexura coli sinistra, *Spl* Milz. *VIII*, *VII*, *V* dritter, vierter, fünfter Lendenwirbel, *Vc* Vena cava inferior. *Om* Omentum majus. *Lcd* Ligamentum cavoduodenale.

Da dieselbe nun im vorliegenden Falle erhalten geblieben ist, so wird uns damit ein Fingerzeig gegeben, wie die vorliegende Ab-

<sup>1</sup> KLAATSCH, Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbelthiere. *Morphol. Jahrbuch*. Bd. XVIII. pag. 386—448.

weichung erklärt werden kann, d. h. von welchem Zustand aus dieselbe sich entwickelt haben muss.

Wir müssen hierbei zwei Punkte aus einander halten. Da die Überlagerung des Enddarmes über den Mitteldarm unterblieben ist, so haben wir es mit einer Hemmungsbildung zu thun. Wir können dieselbe mit thierischen Befunden vergleichen und werden feststellen, mit welchen hier die Verknüpfung vorzunehmen ist.

Da zweitens der menschliche Embryo diese thierischen Zustände durchläuft, so werden wir zu eruiren haben, in welcher Embryonalzeit diese Hemmungsbildung sich entwickelt hat, und welche sekundäre Veränderungen hinzugetreten sind.

---

Was den ersten Punkt betrifft, die vergleichend-anatomische Verwerthung des Falles, so führt uns derselbe bis auf sehr niedrigere Zustände zurück. Nicht bei Affen oder Prosimiern, sondern beim Urzustand aller Säugethiere müssen wir anknüpfen, wenn wir den vorliegenden Befund begreifen wollen. Dies gilt natürlich nicht von allen Punkten, und gerade diese Mischung von typischer menschlicher Entfaltung mit rein thierischer Ausbildungsweise ist ja für die Hemmungsbildungen charakteristisch.

Die Entfaltung des Darmkanals als solche bietet ja nur wenig Störungen dar. Der Enddarm namentlich hat trotz seiner abnormen Lagerung die gewöhnliche Differenzirung und eine bedeutende Längsentfaltung erfahren.

Hingegen sind die Mesenterien auf niederem Zustande verblieben. Die primäre Radix besteht unverändert fort. Ich zeigte sie in meiner früheren Arbeit als eine horizontale zwischen Duodenum und Rectum ausgespannte Platte. In ihrem Bereich vollzieht sich die Annäherung des Enddarmes an den Mitteldarm, und durch ihre Drehung kommt die Verlagerung des Enddarmes nach rechts, die Fixation des Cöcum und Colon ascendens an das Lig. cavoduodenale zu Stande.

Die Drehung der primären Radix ist unterblieben. Darin liegt das Wesentliche der ganzen Abnormität. Alle anderen Abweichungen sind lediglich Folgezustände dieser Hapterscheinung. Da der Enddarm sich nicht über den Mitteldarm fortschob, so konnte er auch nicht den Anschluss ans Omentum majus gewinnen; wenigstens war dies nur an einer ganz beschränkten Stelle möglich, nämlich links, im Bereich des Lig. rectolienale; dort ist denn auch der Anschluss erfolgt.

Ferner mussten in ursprünglichem Zustande verharren das Duodenum und seine Bandapparate. Freilich, die Anlagerung der rechten Fläche des Duodenum und Mesoduodenum an die seitliche Bauchwand ist eine von der Drehung der Radix gänzlich unabhängige Erscheinung, und diese ist denn auch in normaler Weise eingetreten. Aber die linke Fläche des Duodenum musste frei bleiben und ist es auch geblieben.

Blieb dies Alles aber unverändert, so muss auch das Lig. cavoduodenale nachweisbar sein. Man wird sich erinnern, dass gerade der Nachweis dieses Bandes beim Menschen in meiner Diskussion mit TOLDT eine Hauptrolle spielte<sup>1</sup>. Dieser Nachweis sollte mir angeblich nicht gelungen sein. Ich habe dann den Zustand eines 9 cm langen menschlichen Embryo abgebildet und mit dem eines erwachsenen Arctopitheken verglichen. Ganz deutlich konnte man da in jener kleinen, erst von der Umbiegungsstelle des Duodenum, später vom Cöcum aus zur Vena cava ziehenden Falte das gesuchte Band nachweisen. Ich sagte damals: »Dass der Mensch sich in diesem Punkte primitiver verhalten sollte als Echidna, scheint mir allerdings nicht erwartet werden zu dürfen.« Nun, der vorliegende abnorme Fall übertrifft meine Erwartungen weit; denn in der That haben wir hier ein Lig. cavoduodenale vor uns, wie es in solcher Ausdehnung nur bei niederen Säugethieren sich findet.

Es liegt hier ein sehr wichtiger Punkt vor. Bestände im vorliegenden Falle der von mir postulierte Befund nicht, wäre kein Lig. cavoduodenale vorhanden; so würde dadurch freilich meine Ableitung nicht gefährdet werden und es müsste eine Reduktion des Theiles angenommen werden. Der positive Befund giebt aber eine derartig glänzende Bestätigung der Richtigkeit meiner ganzen Beurtheilung des menschlichen Situs, dass daran der letzte Widerspruch, falls sich ein solcher erheben sollte, scheitern müsste.

Das Lig. cavoduodenale ist im vorliegenden Falle nicht nur er-

---

<sup>1</sup> C. TOLDT, Über die maßgebenden Gesichtspunkte in der Anatomie des Bauchfells und der Gekröse. Denkschriften der math.-naturw. Klasse der Wiener Akademie der Wissenschaften. Bd. LX. 1893.

C. TOLDT, Über die Geschichte der Mesenterien. Referat. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Göttingen. 1893.

H. KLAATSCH, Zur Beurtheilung der Mesenterialbildungen. Morph. Jahrbuch. Bd. XX. 1893.

halten geblieben, es hat auch noch eine wichtige Rolle bei den Lageveränderungen des Enddarmes gespielt.

Normaliter ist ja der Anschluss der Enddarm-Mitteldarmgrenze an das Lig. cavoduodenale der Endpunkt der zum fertigen Situs des Menschen führenden Veränderungen. Dieser Anschluss erfolgt, indem der Enddarm sich von vorn und rechts her an die rechte Seite des Lig. cavoduodenale anlegt.

Dieser Anschluss ist im vorliegenden Falle durch die fehlende Drehung der primären Radix mesenterii unmöglich geworden. Es liegt aber der Versuch vor, denselben auf anderem Wege, nämlich von links und von hinten, an die linke Seite des Lig. cavoduodenale zu gewinnen. Dies ergibt sich leicht bei der Betrachtung jenes Enddarmstückes, welches von der Flexura coli lienalis aus quer hinüberzieht zum Lig. cavoduodenale. Ich habe erwartet und auf Taf. XVII wiedergegeben, dass hier der Enddarm an das Lig. cavoduodenale fixirt ist. Da dies der letzte Punkt einer Fixation in proximaler Richtung ist, so wird die funktionelle Bedeutung desselben nicht unterschätzt werden dürfen.

Diese Art der Befestigung des Enddarmes ans Duodenum ist uns aber auch vergleichend-anatomisch keine neue oder fremde Erscheinung. Bei vielen Säugethieren habe ich diese Anknüpfung des Enddarmes ans Lig. cavoduodenale beschrieben. Dasselbe wurde in solchem Falle zum Lig. rectoduodenale.

Besonders frappant waren diese Verhältnisse beim Hunde ausgeprägt, auf dessen Beschreibung in meiner früheren Arbeit (pag. 647 ff.) ich hiermit verweise. Freilich ist diese Art der Fixation beim Hunde mit einer Drehung der Radix kombinirt.

Auch bei Beutelthieren fand sich Ähnliches. Diese Verhältnisse sind sehr wichtig für die Beurtheilung des Recessus rectoduodenalis (oder duodenojejunalis) im vorliegenden Falle.

Ich habe einen solchen zwar als seichte Grube am Lig. cavoduodenale gefunden, aber er ist ziemlich unbedeutend. Dies könnte auffallend erscheinen. Habe ich doch in meiner früheren Arbeit mit Recht betont, dass der Recessus um so ursprünglicher als eine tiefe Grube sich erhält, je primitiver das Lig. cavoduodenale persistirt. Nun hier Letzteres der Fall ist, wird man auch Ersteres erwarten.

Dieser scheinbare Widerspruch lässt sich leicht aufklären, und zwar gerade durch das, was ich in meiner Arbeit über den Recessus dargethan habe. Ich habe dort den Faktor nachgewiesen, der die



Reduktion dieses Recessus hervorruft: es ist der Anschluss des Enddarmes an das Lig. cavoduodenale von der linken Seite her. Je mehr dies sich ausprägt, um so mehr wird er reducirt, und da hier gerade die Gegend des Recessus in der stärksten Weise zur Fixation ausgenutzt wird, so muss man sich nur wundern, dass überhaupt noch ein Rest davon nachweisbar ist.

Wir müssen uns nun die Frage vorlegen, wie der vorliegende abnorme Befund ontogenetisch sich herausgebildet haben mag. In erster Linie wird dabei zu entscheiden sein, an welches embryonale Stadium er anknüpft, oder in welcher Embryonalperiode der störende Faktor angegriffen haben muss. Alsdann wird es nicht schwer sein, die sekundären Veränderungen aufzudecken, die den definitiven Zustand herbeiführten.

Die erste Frage lässt sich leicht beantworten. Die Abweichung vom normalen Entwicklungsgang muss in einer Zeit erfolgt sein, wo die Drehung der primären Radix und somit die Überlagerung des Mitteldarmes durch den Enddarm noch gar nicht eingefreten war. Ein solches Stadium, wo der Urzustand der Säugethiere noch ziemlich getreu rekapitulirt wird, findet sich nun beim Menschen nur in ganz früher Embryonalzeit. Indem ich auf meine hierauf bezügliche Schilderung der Ontogenese des menschlichen Situs peritonei (pag. 688 ff.) verweise, hebe ich hervor, dass bereits im frühesten Stadium, welches überhaupt (und zwar von TOLDT) beschrieben worden ist, sich die betreffenden Veränderungen anbahnen. Die Abnormalität muss also im Stadium der »Nabelschleife«, im ersten oder am Anfang des zweiten Monats eingesetzt haben; ja es liegt der Gedanke nahe, dass diese dem Menschen eigenthümliche Formation der »Nabelschleife« in ursächlichem Zusammenhang mit der Hemmungsbildung stehen könnte durch Schädlichkeiten, welche vielleicht Drehungen der Nabelschnur oder dergleichen betrafen. Doch dieser Punkt, der vorläufig gänzlich dunkel bleiben muss, ist für die Beurtheilung des Falles gleichgültig. So viel ist sicher, dass bei dem etwa 2—3 cm langen Embryo die gewöhnliche Drehung der Nabelschleife entweder überhaupt nicht erfolgt ist, oder aber, falls sie bereits begonnen hatte, wieder rückgängig gemacht worden ist. Für Letzteres könnte man den Befund des Colons ins Feld führen, welches links den Anschluss ans große Netz gewonnen hat. Gerade dieser Punkt ist von Interesse. Wie ich seiner Zeit nachgewiesen habe, ist es die Flexura coli lienalis, welche vermöge ihrer Beziehungen zum Lig. rectolienale zuerst den Anschluss

ans Omentum gewinnen muss. Diese Flexur liegt etwas distal von der Umbiegungsstelle der Nabelschleife in den übrigen Enddarm, eine Knickungsstelle, die TOLDT fälschlich für die Flexura lienalis gehalten hatte. Diese Knickungsstelle dürfte im vorliegenden Falle jener scharfen Umbiegungsstelle des fixirten Enddarmes in den freien »postcöcalen« Theil, wie ich ihn bei manchen Säugethieren benannt habe, entsprechen.

Ich halte es also für die am meisten wahrscheinliche Erklärung, dass die eben begonnene Drehung der Nabelschleife sistirt wurde in dem Zeitpunkt, als sich die Flexura coli lienalis gebildet hatte, also kurz vor jenem Stadium, welches ich (im Anschluss an JOH. MÜLLER) auf Textfigur 18 pag. 693 wiedergegeben habe. Alle der Nabelschleife angehörenden Darmtheile behalten nun ihr freies Mesenterium, welches zum Mesenterium commune auswächst. Jegliche Überlagerung des Mitteldarmes, speciell des Duodenum, durch den Enddarm unterbleibt, sowie dem weiteren Anschluss desselben ans Omentum ein Ziel gesteckt ist.

Daher bleibt die linke Fläche des Duodenum und Mesoduodenum ganz frei. Von diesen Störungen unberührt sind die Vorgänge auf der rechten Seite des Duodenum. Hier vollzieht sich die Anlagerung des Darmtheiles an die benachbarten Theile derart, dass von den proximalen Abschnitten, speciell vom Lig. hepatoduodenale inferius, nicht mehr erhalten bleibt als in den gewöhnlichen Fällen. Aber der distale Theil dieses Apparates — das Lig. cavoduodenale, persistirt in voller Ausdehnung, weil es nicht — in der gewöhnlichen Weise — vom Enddarm und speciell vom Cöcum zur Fixirung benutzt wurde. In Folge dessen konnte auch keine sekundäre »Radix mesenterii« entstehen, deren genetische Beziehung zum Lig. cavoduodenale dadurch in Bestätigung meiner früheren Angaben vorzüglich dargethan wird.

Welche sekundären Veränderungen haben sich nun auf dieser ontogenetischen Basis abgespielt?

Ein beträchtlicher Theil des Enddarmes war frei, und dieser ungünstige Zustand wurde durch etwas wenigstens theilweise kompensirt: Jene Nabelschleifen-Enddarm-Knickung, welche bereits mit dem Duodenum in Beziehung getreten war, heftete sich in der Gegend des Recessus rectoduodenalis oder duodenojejunalis fester an die benachbarten Theile an. Dies geschah einmal durch Verstreichung des Mesocolon an dieser Stelle, so dass eine direkte Auflage-  
rung des Enddarmes auf die Wirbelsäule resultirte, sodann aber durch

innigen Anschluss an die rechtsseitige Wandung des Recessus, d. h. an das Lig. cavoduodenale.

In Folge dessen wurde die primäre Radix an ihrem Stiel außerordentlich verschmälert, und anstatt über den Dünndarmschlingen, schob sich das Colon unter denselben gegen das Lig. cavoduodenale hin. So wird dieses Band hier trotz aller Störungen zum Fixationspunkt des Enddarmes, wenn auch in ganz anderer Weise als sonst, da sich derselbe nicht von oben und rechts, sondern von unten und links an dasselbe anlegt. Hieraus erklärt sich denn auch die oben berührte Reduktion des Recessus duodenojejunalis.

Ganz sekundäre Verlöthungen haben sich nur in geringem Maße entwickelt. So zeigte sich auf der proximalen (kopfwärts gelegenen) Platte der primären Radix zwischen der Pars postcoecalis und dem Jejunum eine leichte Querfalte. Auch sollen die schlingenförmig gewundenen Theile der Pars postcoecalis auf der vorderen Fläche der Leber angelöthet gewesen sein.

So bietet denn dieser Fall ein überaus klares und einfaches Bild dar, das in allen Einzelheiten sich aus der Phylogenese und Ontogenese des Situs verstehen lässt.

Eine werthvolle Ergänzung erfährt derselbe durch den Tübinger Fall, zu dessen vergleichender Betrachtung ich mich nunmehr wende.

Beim Tübinger Fall sind es besonders die auf der rechten Seite des Duodenum gelegenen Bandapparate, welche unsere Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Weniger klar liegen die Zustände am Dickdarm, da hier pathologische Verlöthungen das Bild beeinträchtigen.

Was zunächst das Colon betrifft, so gewinne ich aus der Beschreibung den folgenden Eindruck: Offenbar ist, wie auch GROENROOS vermuthet, die Drehung der Nabelschleife in den Anfängen sistirt worden, und in diesem Punkte zeigt sich eine bemerkenswerthe Übereinstimmung mit meinem Falle. Es ist aber auch, wie es scheint, dem Enddarm jegliche Möglichkeit der Fixirung ans Duodenum benommen worden. Dies kann nur dadurch erklärt werden, dass das Lig. cavoduodenale eine Störung erfahren hat, und in der That suchte GROENROOS vergeblich nach distalen Theilen des Lig. hepatocavoduodenale, während er die proximalen Theile desselben auffand. Der Hauptpunkt liegt also in der abnorm freien Beweglichkeit des Duodenum, und gerade der Umstand, dass sich rechts von demselben überaus primitive Zustände erhalten haben, weist auf einen Faktor hin, der gerade am Duodenum eine Sistirung der normalen Vorgänge zur Folge hatte. Das in dieser sehr frühen



Zeit noch sehr zarte Lig. cavoduodenale muss dieser Störung zum Opfer gefallen sein. Erwägt man nun die hohe Bedeutung dieses Apparates für die Fixirung des Enddarmes, so ist es begreiflich, dass für den letzteren kompensatorische Einrichtungen geschaffen werden mussten, um wenigstens einige Abhilfe für den Defekt zu schaffen. Rechts war das nicht möglich, so geschah es links, und es ist in hohem Grade interessant zu sehen, wie hier die Gegend des Lig. rectolienale in einer ganz extremen Weise zu dem bezeichneten Zwecke ausgenutzt wurde. Wie GROENROOS beschreibt, hat sich der größte Theil des Enddarmes unter reichlicher Schlingenbildung links gegen das Omentum vorgeschoben und hat hier eine Festheftung gewonnen, welche wohl durch sekundäre Verlöthungen noch mechanisch verstärkt wurde.

Von diesem Gesichtspunkt aus wird mir der Tübinger Fall ganz verständlich und es ist auch vollkommen begreiflich, dass auf der rechten Seite des nun vollkommen entlasteten Duodenum sich so primitive Zustände erhalten konnten, dass an den Urzustand der Säugethiere direkte Anknüpfung geboten wird.

Ich habe in meiner früheren Arbeit (pag. 689) erwähnt, dass nach den Angaben der Autoren in ganz früher Zeit ein nicht unbedeutlicher Theil der Leber rechterseits zwischen Duodenum und Cölomwand sich einschiebt. Dieser muss dem Lobus descendens der Säugethiere entsprechen, und die Vermuthung, dass hier sich dieselben Bandapparate wie bei den niederen Formen auch beim Menschen sich finden, wird durch GROENROOS' vortreffliche Schilderung über jeden Zweifel erhoben. Dieser Autor, der meine Darstellung vollkommen richtig aufgefasst und mit großem Scharfblick die an seinem Objekte morphologisch wichtigen Punkte erkannt hat, fand an der kritischen Stelle jenen Theil des Lig. hepatocavoduodenale, den ich als Lig. hepatoduodenale inferius beschrieben habe. Es zeigt sich in diesem Falle, dass »ein Foramen Winslowii in seiner gewöhnlichen Form und Begrenzung nicht vorhanden ist (pag. 96). Den Zugang zur Bursa omentalis bildet eine geräumige Öffnung«, das Foramen hepatoentericum. »Die Umrandung dieser Öffnung wird vorn vom freien Rande des Lig. hepatogastroduodenale gebildet, in welchem der Ductus choledochus zum Duodenum verläuft« etc. . . . . Die »dorsocaudale Umgrenzung« wird von einer Mesenterialplatte gebildet, »welche sich im Anschluss an den rechten Rand der Vena cava inferior vom hinteren Rand der unteren Fläche des rechten Leberlappens zum oberen Theil der rechten Niere und



zum Mesoduodenum im Gebiet des Pankreaskopfes ausspannt«. Die weitere Beschreibung und Abbildung des Bandes auf Fig. 2 (GROENROOS) lassen keinen Zweifel darüber, dass wir hier ein völlig unverändertes Lig. hepatoduodenale inferius vor uns haben. Ja, sogar von jener Grube, die ich als rechten Theil der Bursa hepatoenterica beschrieben habe, besteht noch ein beträchtlicher Rest fort.

So wird uns durch GROENROOS ein ganz primitiver Zustand des Lig. hepatocavoduodenale beim Menschen vorgeführt, und wenn wir diesen Befund kombiniren mit dem, welchen ich jetzt beobachtet habe, so gelangen wir zur Annahme einer Beschaffenheit des Duodenum und seiner Bandapparate beim Menschen, welche derjenigen der niederen Säugethiere vollkommen entspricht. Gerade an die allerprimitivsten Zustände schließt sich der Befund an. Erst kürzlich hatte ich Gelegenheit, Echidnaembryonen zu untersuchen und hier das Lig. hepatoduodenale inferius in einer viel größeren Ausdehnung und besseren Erhaltung anzutreffen, als mir dies früher an wenig gut erhaltenen erwachsenen Thieren gelungen war. Gerade an solche Befunde, die ihrerseits wieder an Hatteria erinnern, müssen wir die menschlichen Zustände anreihen.

Was uns nun hier in abnormen Fällen entgegentritt, das ist nichts Anderes als ein embryonaler Zustand, der bald in diesem, bald in jenem Punkte sich treu erhalten hat. Ohne Zweifel würde auch eine genaue Untersuchung gut erhaltener junger Embryonen zu ähnlichen Ergebnissen führen, aber so klar und übersichtlich wie in diesen Fällen von Hemmungsbildung werden die Befunde niemals sein.

Sicherlich werden auch schon früher in den Fällen von Mesenterium commune diese Dinge gesehen worden sein, aber da die Untersucher nichts damit anzufangen wussten, so erwähnen sie nichts davon. Aus diesem Grunde hat es auch keinen Werth, hier auf die älteren Beschreibungen von Abnormitäten des Situs einzugehen. Wir müssen vielmehr hoffen, dass jetzt, nachdem durch meine Untersuchungen die richtigen Gesichtspunkte gewonnen worden sind, sich die Beobachtungen über das Lig. hepatocavoduodenale beim Menschen häufen werden. Wenn in der kurzen Zeit, welche seit dem Erscheinen meiner früheren Arbeit verstrichen ist, schon zwei so eklatante Fälle konstatiert werden konnten, so berechtigt das zu weiterer Hoffnung. Sehr erwünscht wäre es, wenn von recht

vielen Seiten her dem Gegenstande Aufmerksamkeit gewidmet würde. Dies würde dankbarer sein, als manche Aufgabe der Varietätenstatistik. Namentlich würde die Hilfe der pathologischen Anatomen und der Praktiker sich hier als sehr nützlich erweisen und dazu beitragen, dass meine Anschauungen über den Situs peritonei des Menschen, welche Anfangs so großen Widerspruch erfahren haben und sich nur schwer einbürgern konnten, bald dem allgemeinen Verständnis zugänglich gemacht werden.

---

## Erklärung der Abbildung.

---

### Tafel XVII.

Duodenum und distaler Theil des Enddarmes des im Text beschriebenen Falles (Mann, 29 Jahre alt (verkleinert). Der frei bewegliche Theil des Enddarmes (von dem nur ein Theil gezeichnet ist) und sämtliche Dünndarmschlingen (nicht gezeichnet) sind emporgeschlagen. Man übersieht das ganze Duodenum bis zur Flexura duodenojejunalis.

Auf der Wirbelsäule durch den Peritonealüberzug hindurch sichtbar sind Vena cava inferior und Aorta angedeutet. Von der Wirbelsäule sind die drei letzten Lendenwirbel sichtbar.

*D* Duodenum,

*Co* Colon,

*Fcs* Flexura coli sinistra,

*Copc* frei beweglicher postcöcaler Theil  
des Colon,

*Cof* fixirter Theil des Colon,

*VIII, VIII, VII* dritter, vierter, fünfter  
Lendenwirbel,

*Ao* Aorta,

*Vc* Vena cava inferior,

*Lcd* Ligamentum cavoduodenale, von  
dem tiefsten Punkt des Duodenum  
zur Gegend der Vena cava ziehend,  
*x* Ausbreitung desselben zur rechten  
Cölonwand,

*Mes.com* Mesenterium commune für Je-  
junoileum und Colon.

---

# Über die Entwicklung der Kopfvenen des Meerschweinchens.

Von

**Hans Salzer,**  
stud. med.

---

(Aus dem ersten anatom. Institut des Herrn Prof. Zuckerkandl in Wien.)

---

Mit Tafel XVIII.

---

LUSCHKA hat in seiner Arbeit »Die Venen des menschlichen Halses« die Behauptung aufgestellt, dass die abführenden Gefäße der Schädelhöhle beim Embryo dieselbe nicht an einer dem künftigen Foramen jugulare entsprechenden Stelle verlassen, sondern durch eine Öffnung, welche weiter vorn als das Foramen jugulare liegen soll und später von diesem durch die Pyramide des Schläfenbeines geschieden ist. Diese Austrittsstelle bezeichnet er, falls sie noch am ausgebildeten Schädel vorhanden ist, als Foramen jugulare spurium. Ob LUSCHKA diesen Gefäßverlauf beim menschlichen Embryo gesehen hat, ist aus seiner Arbeit nicht ersichtlich, da er nur angiebt, dass das abführende Gefäß die Schädelhöhle immer »neben dem künftigen Orlabyrinth, seitwärts von der Basis cranii, bei dem einen Thier mehr nach vorn, bei dem anderen mehr nach hinten«<sup>1</sup>, verlässt. LUSCHKA stützt sich bei diesen Angaben auf RATHKE, der in seiner Arbeit: »Über den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. 1838« auch die Verhältnisse der Venen des Kopfes und Halses berücksichtigt hatte. RATHKE beschreibt in dieser Arbeit, wie bei manchen Wirbelthieren nur eine Vena jugularis besteht, welche der Vena jugularis externa des Menschen entspreche;

<sup>1</sup> 12, pag. 5.

dann giebt er an, dass einige Säugethiere jederseits zwei Venenstämme aufweisen, deren einer eine oberflächliche Lage einnimmt, während der andere neben der Luftröhre verläuft und von sehr verschiedener Stärke ist, je nachdem er mehr oder weniger weit distalwärts, ja vielleicht sogar bis ins Schädelinnere reicht. In letzterem Falle zieht die Vene durch das Foramen jugulare. Nur beim Affen und beim Menschen geht alles Blut der Schädelhöhle durch das For. jugulare in die Vena jugularis interna, bei allen anderen durch diese Vene und auch durch das For. jugulare spurium in die V. jug. externa. Durch diese Befunde kommt RATHKE zu dem Schlusse, dass die Vena jugularis int. nabe am Ductus Cuvieri aus der Externa hervorwachse, bei einigen Thieren nur bis zum Kehlkopfe, bei anderen bis zum Schädelgrund und der Zunge, bei anderen schließlich auch in den Schädel hineingelange. Die Öffnung des Schädels, aus welcher die Wurzel der Vena jugularis externa hervortritt, ist bei den meisten Säugern zwischen Kiefergelenk und den äußeren knöchernen Theilen des Gehörapparates gelegen. Nun hat LUSCHKA auch an einem menschlichen Schädel eine ähnlich gelegene Öffnung gefunden, die mit den Blutleitern des Schädelinneren in Verbindung stand. Auf Grundlage dieses Befundes hat nun LUSCHKA die Angabe gemacht, dass beim Embryo das Blut die Schädelhöhle durch das sogenannte Foramen jugulare spurium verlasse, und diese Angabe ist von anderen Autoren ohne genügende Nachuntersuchung als tatsächlich bestehend angenommen worden.

So giebt auch KÖLLIKER in seinem Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte (11<sup>1</sup>) an, dass das Blut des Sinus transversus die Schädelhöhle nicht durch das Foramen jugulare, sondern durch eine besondere, vor der Ohrgegend gelegene Öffnung verlässt, die am ausgebildeten Schädel noch erhalten sein kann und dann am Schläfenbeine über dem Kiefergelenk liegt. Nach Verschluss dieser Öffnung wird das Blut durch eine aus dem untersten Ende der primitiven Jugularis hervorgesprossenen Jugularis interna abgeführt. Die frühere Abflussbahn wird zur Vena jugularis externa.

Nun giebt LUSCHKA selbst in seiner Arbeit an, dass das Foramen jugulare spurium, auf dessen Vorhandensein er doch ein so großes Gewicht legt, bei den Säugethieren eine sehr variable Lage besitze. So liege es bald unter, bald über dem Jochbogen, bald sei es, wie bei den Katzenarten, gar nicht vorhanden; Angaben, welche sich

<sup>1</sup> pag. 928.



durch die Untersuchung von Säugerschädeln leicht bestätigen lassen. Es stellt sich dabei heraus, dass das sogenannte Foramen jugulare spurium eine in Bezug auf Vorkommen, Größe, Lage und Zahl höchst variable Öffnung ist<sup>1</sup>.

Dieser Befund musste schon berechnigte Zweifel an der Richtigkeit der Angaben der Autoren aufkommen lassen, da eine Öffnung, durch welche das venöse Blut bei den Säugern während des Embryonallebens die Schädelhöhle verlässt, doch wohl nicht, wenn sie sich bis zum definitiven Zustand erhalten sollte, ein so wechselndes Verhalten in Bezug auf Lage, Größe und Form aufweisen würde, wie dies thatsächlich mit dem sogenannten Foramen jugulare spurium der Fall ist. Andererseits musste auch die Angabe Bedenken erregen, dass das abführende Gefäß des Schädels in den ersten Entwicklungsstadien der Vena jugularis ext. des erwachsenen Thieres entspreche. Die Vena jugularis ext. zieht vor dem Ohre nach abwärts. Nun entwickelt sich aber die Anlage des äußeren Ohres aus der ersten Kiemenfurche und den an derselben gelegenen Auriculärhöckern, es musste demnach eine Vene, welche der Lage nach der Wurzel der Vena jugularis ext. des Erwachsenen entsprechen würde, das Gebiet der ersten Kiemenspalte in deren ventralem Gebiete durchsetzen, was schlechterdings nicht denkbar ist.

Es wurde mir daher von Prof. F. HOCHSTETTER die Aufgabe gestellt, die Entwicklung der abführenden Schädelgefäße bei Säugern des Näheren zu untersuchen. Da das Meerschweinchen ein Foramen jugulare spurium besitzt und da mir von diesem Thiere eine vollständige Serie von Embryonen zur Verfügung stand, so wählte ich dieses für meine Untersuchung, deren Ergebnisse ich im Folgenden kurz schildern will<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Ich habe auch die im ersten anatomischen Institute vorhandenen Säugerschädel auf ein Foramen jugulare spurium hin geprüft und gefunden, dass ein solches am besten bei Hunden ausgebildet ist, wo es unmittelbar hinter dem Processus articularis des Kiefergelenkes vor dem Meatus auditorius ext. gelegen ist. Von den übrigen untersuchten Schädeln will ich nur einige Typen anführen. So lag bei einigen Säugern die Öffnung oberhalb des Jochbogens (*Erinaceus europaeus*), bei anderen wieder zwischen Jochbogenfortsatz und äußerem Gehörgang (*Mus decumanus*), dann fanden sich auch mehrere Öffnungen in dieser Gegend (*Sciurus vulgaris*), auch hinter und über der Ohröffnung war das Loch gelegen (*Cavia cobaya*), bei Katzenarten war dagegen nirgends eine ähnliche Öffnung vorhanden, an Affenschädeln konnte ich nur bei *Cebus cirrifer* eine ziemlich große, hinter dem Proc. articularis post. gelegene Öffnung nachweisen.

<sup>2</sup> Was die Methode der Untersuchung anlangt, so bestand dieselbe zunächst

Das jüngste von mir untersuchte Stadium betrifft einen Embryo von  $2\frac{1}{2}$  mm größter Körperlänge; sein Hirnrohr ist in den vorderen Partien noch nicht geschlossen. Bei diesem Embryo sehen wir das abführende Gefäß des Kopfes eng dem Hirnrohre angeschlossen, dorsal von den Augenblasen an dem Vorderhirn entspringen und beiderseits medial von den Nervenanlagen zwischen ihnen und dem Hirnrohre caudalwärts ziehen. Die Beziehung der Vene zum Gehörgrübchen, das als Epithelverdickung angelegt ist, ist folgende: Es liegt die Vene knapp am Hirnrohre an der medialen Seite der Labyrinthanlage, von dieser in der Höhe des Facialis durch den Nerven getrennt. Verfolgt man sie weiter caudalwärts, so erkennt man, wie sie im Gebiete des ersten Urvirbels mehr nach außen gedrängt wird, um schließlich lateral von der Aorta zum Ductus Cuvieri zu gelangen. Dieses Gefäß bezeichne ich als Vena cardinalis anterior.

Diese Verhältnisse erhalten sich beim Meerschweinchen nur sehr kurze Zeit. Schon bei Embryonen von 2,8 mm größter Länge finden wir, dass neben dem medial von den Kopfnerven gelegenen Gefäß eine Strecke weit eine Venenbahn aufgetreten ist, die den Kopfnerven gegenüber eine laterale Lage einnimmt. Bis zum Acustico-facialis hat sich im Verlaufe des Gefäßes nichts geändert. Hier sehen wir jedoch, wie sich die Vene in einen medialen und einen lateralen Schenkel, die Nerven zwischen sich fassend, spaltet. Der mediale bleibt dem Hirnrohre eng angeschlossen, während der laterale an den unteren äußeren Rand des Gehörbläschens gelangt. Die beiden Venen sind in diesen Theilen von beiläufig gleicher Stärke. Hinter dem Facialis sind sie durch eine Anastomose mit einander verbunden. Mehr centralwärts verliert die mediale Vene bedeutend an Mächtigkeit, während die laterale stärker wird und an der lateralen Seite

---

in der Anfertigung und Durchsicht lückenloser Querschnitt- (die jüngsten Stadien) und Sagittalschnittserien (die älteren Stadien). Die Köpfe der älteren Embryonen, bei denen der Schädel bereits zu verknöchern begann, wurden vor der Weiterbehandlung in einer wässrigen Phloroglucinlösung durch 2—3 Stunden entkalkt und nachher bis zur Säurefreiheit ausgewaschen. Die ältesten embryonalen Schädel war Prof. HOCHSTETTER so freundlich, mir mit einer durch Verreiben von Ölfarbe mit Xylol hergestellten Injektionsmasse zu injiciren; die Gefäße wurden dann auspräparirt und die sagittal durchschnittenen Schädel in Xylol aufgehellt. Die Venen der ausgewachsenen Thiere wurden theils mit TEICHMANN'scher Masse, theils mit Celloidin nach der von HOCHSTETTER im Anatomischen Anzeiger, Bd. I angegebenen Methode injicirt. Bei den auf letztere Weise hergestellten Präparaten wurden die Weichtheile durch Maceration entfernt.

der Vagusgruppe vorbei zum Ductus Cuvieri zieht. Eine Verbindung beider Venen centralwärts vom Vagus konnte ich, obwohl eine solche in einem bestimmten Entwicklungsstadium ja sicherlich vorhanden sein muss, in keiner meiner Serien genau nachweisen. Es scheint dies wohl mit der raschen Veränderlichkeit der Venen in diesem Stadium zusammenzuhängen.

Die Lageveränderungen der Vene den Nerven gegenüber geht stets durch Inselbildung vor sich. An einigen Serien gewann ich, speciell beim Facialis, den Eindruck, dass die Vene in der Weise an die laterale Seite des Nerven gelange, dass sich unter dem als kurzer Stumpf angelegten Nerven ein Venenring bilde, dessen lateraler Theil sich so weit nach außen schiebe, dass später der Nerv bei seinem weiteren Längenwachsthum an die innere Seite des lateralen Schenkels gelangt; nachdem sich auf diese Weise um den Nerven eine Veneninsel ausgebildet hat, geht der mediale Schenkel dieser Veneninsel zu Grunde. Die Vene verläuft jetzt lateral vom Nerven.

Bemerkenswerth scheint mir die Thatsache zu sein, dass in diesem jüngsten Stadium das Lumen der Venen peripheriewärts meist ein beträchtlich größeres ist als mehr centralwärts. In der Gegend der Kiemenspalten kann sich die Vene derart verengen, dass auf kurze Strecken hin gar kein Lumen, sondern nur die an einander liegenden Endothelzellen sichtbar sind.

Die medial von den Nerven gelegene Vene geht nun allmählich zu Grunde; doch muss diese Veränderung keineswegs auf beiden Seiten gleichen Schritt halten. So sehen wir an einem Schnitt, der von einem Embryo von 3 mm größter Länge herrührt (Fig. 1), auf der rechten Seite beide Venenbahnen ausgebildet, die medial vom Gehörbläschen verlaufende Vena cardinalis anterior<sup>1</sup> (*Ven.c.a*) und die lateral verlaufende Bahn, die ich als Vena capitis lateralis<sup>1</sup> (*Ven.c.l*) bezeichne. Auf der linken Seite hingegen ist nur mehr die laterale Bahn vorhanden.

Durch das vollständige Verschwinden der medialen Bahn in ihren centralwärts vom Trigeminus gelegenen Theilen kommen wir zu Verhältnissen, wie sie ein Embryo von 4 mm größter Körperlänge aufweist. Die vom Vorderhirn kommende, an der medialen Seite des Trigeminus gelegene Vene entfernt sich hinter diesem Nerven

---

<sup>1</sup> Die Wahl dieser Nomenklatur wird bei Besprechung der einschlägigen Litteratur begründet werden.



vom Hirnrohr und nimmt eine mehr oberflächliche Lage ein, zieht lateral vom Acustico-facialis, vom Gehörbläschen und vom Vagus centralwärts, um sich lateral von der aufsteigenden Aorta in den Ductus Cuvieri zu ergießen. Von der ursprünglichen am Hirnrohre gelegenen Vene ist nichts mehr nachzuweisen, natürlich nur in den Partien, die centralwärts vom Trigeminus liegen, da bis zu diesem Nerven die Venenbahn die gleiche geblieben ist.

Während in den jüngsten Stadien die Venenverhältnisse einem ziemlich raschen Wechsel unterworfen sind, sehen wir, dass sich die Verhältnisse von 4 mm langen Embryonen angefangen, wenigstens in der Lage der Hauptabflussbahn zu den Nerven, ziemlich lange erhalten. So finden wir bei einem Embryo von 6 mm größter Länge und  $5\frac{1}{2}$  mm Kopflänge ganz ähnliche Verhältnisse wie bei dem früher beschriebenen 4 mm großen Embryo.

In diesem Stadium der Fig. 2 ist von einer knorpeligen Schädelanlage noch nichts vorhanden, das Herz befindet sich knapp unter den Kiemenbogen, die Extremitäten sind als kurze Stummel angelegt. Das abführende Gefäß des Kopfes beginnt hier mit Zweigen, die von der Oberfläche des Vorder-, Zwischen- und Mittelhirns kommen, und zwar liegen hier die stärkeren Wurzelzweige in den durch die Hirnbläschen gebildeten Einbuchtungen. Der stärkste dieser Zweige (*s.s.s*) kommt von den vordersten Theilen des Hemisphärenbläschens, läuft in nach außen konvexem Bogen, nahe der Mantelkante, um dieses herum und vereint sich lateral von der Hypophyse mit den von den hinteren Hirnabschnitten kommenden Venen, nachdem er noch eine zwischen Großhirnbläschen und Auge verlaufende Vene aufgenommen hat. Der aus diesen Gefäßen gebildete Stamm wendet sich nun etwas gegen die Mittelebene, um an die mediale Seite des Ganglion Gasseri zu gelangen (*v.c.a*). Hier nimmt er noch eine medial mit dem zweiten Ast des Trigeminus verlaufende Vene auf. Centralwärts vom Ganglion des Trigeminus wendet sich die Vene wieder lateralwärts (*v.c.l*) und gewinnt hierbei eine ganz oberflächliche Lage, vereinigt sich mit einem vom Hinterhirn kommenden Gefäß und zieht nun parallel dem Hinter- und Nachhirn an der lateralen Fläche des Facialis, des Gehörbläschens und der Vagusgruppe nach rückwärts, nimmt hier noch eine mit dem Vagus verlaufende, am Nachhirn sich bildende Vene auf und gelangt schließlich, zwischen Aorta (medial) und Nervus hypoglossus (lateral) eingeschlossen, zum Ductus Cuvieri. Der Trigeminus und der Hypoglossus behalten also auch in diesem Stadium noch ihre laterale Lage der



Vene gegenüber bei, so dass der Anfangs- und der Endtheil derselben noch der Vena cardinalis anterior entspricht, während der mittlere Theil, zwischen dem fünften und zwölften Hirnnerven gelegen, als Vena capitis lateralis zu bezeichnen ist. Aus dem Endstück bildet sich schließlich die innere Jugularvene; doch halte ich es nicht für angezeigt, in einem Stadium, wo man noch nicht sagen kann: hier beginnt die innere Jugularvene, wo also die Schädelbasis noch nicht angelegt ist, diese Gefäßstrecke als Vena jugularis zu bezeichnen.

Mit der in der Folge eintretenden raschen Vergrößerung des Gehirns und mit dem Auftreten der Anlage des Schädelskelettes ändern sich auch die abführenden Venenbahnen in Bezug auf Verlauf und Größe. So sehen wir, wie an dem Kopfe eines Meer-schweinchenembryos, dessen größte Länge 11 mm und dessen Kopflänge 7 mm betrug, an dem das Gewebe der späteren Schädelbasis dadurch, dass es deutlich chondrogenen Charakter aufwies, gegen das umgebende Gewebe differenziert war, einige wichtige Änderungen im Verlaufe der Venenbahnen des Kopfes (verglichen mit den Verhältnissen des Stadiums der Fig. 2) sich vollzogen. Die Vena jugularis setzt sich hier (Fig. 3) hauptsächlich aus zwei großen Gefäßstämmen zusammen, deren einer mit dem Facialis an der vorderen und seitlichen Fläche des Gehörorgans, deren anderer mit der Vagusgruppe hinter dem Gehörorgan das Gewebe der Schädelbasis durchsetzt. Der vordere Ast der Vena jugularis bildet sich durch die Vereinigung von Ästen, die vom Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn kommen, während der neben dem Vagus verlaufende Ast das Blut des Hinter- und Nachhirns abführt.

Die Hemisphärenbläschen bedecken das Zwischenhirn, ihre gegen einander gekehrten Flächen sind einander fast bis zur Berührung genähert. Der Mantelkante jeder Hemisphärenblase entlang verläuft jetzt der im Stadium der Fig. 2 noch an der äußeren Seite dieses Hirnabschnittes gelegene Ast von vorn nach rückwärts (*s.s.s.*). Diese beiden, den Mantelkanten der Hemisphären folgenden Venen sind die Anlagen des Sinus sagittalis superior, der also zunächst paarig auftritt und erst in der Folge durch Verschmelzung der paarigen Anlage zu einem unpaaren Gefäßstamme wird. Am hinteren Umfang der Großhirnbläschen wendet sich das die Fortsetzung der Anlage des Sinus sag. sup. bildende Gefäß in einem scharfen Winkel nach unten und außen, nimmt vom Zwischen- und Mittelhirn kommende Zuzüge auf und zieht hierauf lateral vom Ganglion Gasseri zur Außenfläche des Facialis (*v.c.l.*), mit welchem es das Gewebe

der Schädelbasis durchsetzt, um sich caudalwärts von der Austrittsstelle des Facialis mit dem abführenden Gefäße des Hinterhirns und Nachhirns, das an der lateralen Seite des Vagus verläuft, somit durch das Foramen jugulare zieht, zu vereinigen. Bevor jedoch die Vene an der Seite des Ganglion Gasseri vorbeipassirt, giebt sie einen collateralen Ast ab, welcher schwächer ist als der Hauptstamm und, nach Aufnahme einiger vom Auge herkommender Venen an der medialen Seite des Ganglion Gasseri vorbeiziehend (*v.c.a.*), unmittelbar caudalwärts von demselben sich wieder mit der Hauptvenenbahn vereinigt.

Es liegt somit das Ganglion Gasseri in diesem Stadium in einer Veneninsel, deren medialer Schenkel die ursprüngliche Venenbahn darstellt (vgl. Fig. 2), während der an Mächtigkeit überwiegende laterale Schenkel eine Neuerwerbung ist, die etwas später, indem der mediale Schenkel der Veneninsel vergeht, zur alleinigen Abflussbahn für das Blut aus den vorderen Hirnpartien wird.

Betrachten wir das Verhalten der Vena jugularis zum Nervus hypoglossus, so sehen wir, dass dieser Nerv, nun auch an der medialen Seite der Vene verlaufend, diese kreuzt. Es muss also die Vene ihre Lage diesem Nerven gegenüber ebenfalls geändert haben. Und zwar ist anzunehmen, dass diese Lageveränderung in ähnlicher Weise erfolgte, wie dieses für die Lageveränderung den übrigen Nerven gegenüber konstatirt werden konnte. Doch war es mir nicht möglich, ein Entwicklungsstadium zu erhalten, in welchem diese Lageveränderung eben in der Ausbildung begriffen war.

Wir finden also jetzt, wie das Blut der Schädelhöhle auf zwei Wegen die Schädelbasis passirt, und zwar das Blut der vorderen Hirnabschnitte gemeinsam mit dem Facialis, das Blut des Hinter- und Nachhirns mit dem Vagus. Die ursprünglich medial von sämtlichen Kopfnervenanlagen verlaufende Venenbahn hat auf dem Wege der Anastomosenbildung eine laterale Bahn den Nerven gegenüber eingenommen, und zwar geschah dies in der Reihenfolge, dass zuerst der Facialis und Vagus mit dem Accessorius, zum Schlusse der Trigeminus und Hypoglossus an die mediale Seite der Vene zu liegen kamen.

Der Umstand, dass der größte Theil des Hirnblutes mit dem Facialis die Schädelbasis passirt, mithin an der vorderen Seite der Labyrinthanlage zum Vorschein kommt, dürfte wohl der Grund gewesen sein, wesshalb ältere Beobachter zu der Ansicht kommen konnten, dass es sich um eine Vena jugularis externa handle. So

beschreibt KÖLLIKER ein Verhalten der Kopfvenen, welches vollständig dem eben von uns beschriebenen gleicht; da er jedoch diese Verhältnisse, wie es scheint, nicht an Schnittserien, sondern an lebenden Embryonen studirt hat, konnte er die Lage der Vene den Nerven gegenüber nicht bestimmen, giebt daher an, dass die Venen die Schädelhöhle »durch ein Paar Löcher (Foramina temporalia) in der Schläfengegend« verlassen.

In dem eben beschriebenen Stadium sehen wir von der dorsalen Fläche der Labyrinthkapsel zwei Venen entspringen, die einen einander entgegengesetzten Verlauf nehmen. Die distal gelegene Vene zieht nach vorn und mündet in den lateralen Theil des um den Trigeminus gelegenen Venenringes, während die proximale sich in die an der lateralen Seite des Vagus verlaufende Vene ergießt. Durch diese beiden Venenäste wird nun bald dorsal vom Gehörorgan eine Anastomose hergestellt, so dass das Blut der vorderen Hirnpartien theils durch den neben dem Facialis verlaufenden Venenkanal, theils durch das Foramen jugulare abgeführt wird. So finden wir bei einem Embryo (Fig. 4), dessen Kopflänge  $7\frac{1}{2}$  mm betrug, dass die als Anlagen des Sinus sag. sup. bezeichneten Gefäße, nachdem sie sich bis zur Berührung genähert hatten, mit einander zu einem einheitlichen Gefäß, dem definitiven Sinus longitudinalis superior, verschmolzen sind. Die Vene zieht dann, entlang dem hinteren Umfang der Großhirnhemisphäre, schräg nach rückwärts und unten, stellt so einen Sinus transversus dar (*s.tr.*), der sich an der Gehörkapsel in zwei Äste spaltet, deren stärkerer mit dem Facialis, deren bedeutend schwächerer aus der vorhin erwähnten Anastomose hervorgegangen, mit dem Vagus die Schädelhöhle verlässt. Die Orbitalvenen sammeln sich zu einem Stamm (*v.o.*), der in dem als Sinus transversus bezeichneten Abschnitt mündet.

Der Sinus transversus hat sich also aus drei Theilen zusammengesetzt. Das Anfangsstück wird von der sich an das hintere Ende des Sinus sag. sup. anschließenden Vene, dem ursprünglichen Wurzelstück der vorderen Cardinalvene, gebildet, während das mittlere durch die um den Trigeminus, das hintere Stück durch die um die Labyrinthkapsel gebildete Anastomose dargestellt wird. Zu gleicher Zeit hat sich eine ziemlich starke Vene gebildet, die das Blut vom Gesichtsschädel, am inneren Orbitalrand beginnend, abführt (*v.f.a.*). Wo sich diese Vene mit der Vena jugularis vereinigt, konnte ich an meinen Präparaten nicht finden, da ich von diesen älteren Entwicklungsstadien nur den Schädel geschnitten habe.



Es bildet sich jetzt — ich fand dies bei Embryonen von  $8\frac{1}{2}$  mm Kopflänge — ein Zustand aus, der bestimmt ist, ziemlich lange Zeit, d. h. fast bis zur Geburt, zu persistiren. Indem sich das chondrogene Gewebe der Schädelbasis in echtes Knorpelgewebe umwandelt, verengt sich der den Facialis und die Vene einschließende Kanal derart, dass die mit diesem Nerven verlaufende Vene obliterirt, dagegen die mit dem Vagus ziehende Vene an Mächtigkeit sehr gewinnt und so zur einzigen abführenden Bahn für das Hirnblut wird. Dass wir es hier mit einer Vena jugularis interna, wie sie beim erwachsenen Menschen besteht, zu thun haben, erhellt nicht nur aus dem Umstande, dass das Gefäß durch das Foramen jugulare zieht und in der obersten Halsregion an der lateralen Seite des Vagus verläuft, sondern auch daraus, dass es bei einem Embryo von 3,9 cm Kopflänge durch Injektion der Gefäße gelungen ist, sowohl eine Vena jug. interna als auch externa darzustellen. Die Vena jug. interna hat hier den typischen Verlauf an der lateralen Seite des Vagus, während die oberflächlich verlaufende Vena jug. externa die früher beim Embryo der Fig. 4 erwähnten Gefäße des Gesichtsschädels aufnimmt und sich knapp am Jugulum mit der inneren Jugularvene verbindet.

In den bisher beschriebenen Stadien prävalirt der Hirnantheil des Kopfes bei Weitem über den Gesichtstheil desselben. Die Gesichtsvenen sind daher auch im Verhältnis zu denen des Gehirns sehr klein. Mit der jetzt erfolgenden mächtigen Ausbildung der Theile des Gesichtsschädels ändert sich selbstverständlich dieses Verhältnis zu Gunsten der vom Gesicht kommenden Venen. So finden wir bei einem 20 mm langen Embryo, dessen Kopflänge 12 mm betrug (Fig. 5), noch das gesammte Blut des Schädels diesen neben dem Vagus verlassen, während neben der früher beschriebenen Gesichtsvene eine zweite aufgetreten ist (*v.f.p.*), die das Blut von der Stirn und dem äußeren Ohr sammelt und sich mit der ihrem Entstehen nach älteren, welche die Venen aus der Orbita und eine mit dem zweiten Ast des Trigeminus verlaufende Vene aufnimmt, lateral am Kieferwinkel vereinigt. Es stellen somit diese beiden Venen die Venae faciales anteriores und posteriores dar.

Nach verhältnismäßig langer Zeit erst stellt sich eine zweite Abflussbahn für das venöse Schädelblut her. Bei dem 3 cm langen Kopf eines Embryo sehen wir noch die weitaus größere Blutmenge die Schädelhöhle durch das Foramen jugulare verlassen; daneben hat sich aber auch eine Verbindung zwischen Sinus transversus und der vor dem Ohre herablaufenden Vene ausgebildet. Die Öffnung



in der Schädelkapsel, welche diese Verbindung zum Durchtritte benutzt, liegt über und hinter dem äußeren Gehörgang, entsprechend der Stelle, wo der Sinus transversus an die Felsenbeinpyramide herankommt, um, nach rückwärts gewendet, sich zum Foramen jugulare zu begeben. Erwähnt muss hier werden, dass sich jetzt auch eine Vene ausgebildet hat, die, medial den Unterkiefer kreuzend, das Blut aus der Tiefe des Gebietes des zweiten und dritten Trigeminusastes aufnimmt und sich gleich unter dem Unterkiefer mit der vorderen Gesichtsvene verbindet.

Die Untersuchung der weiteren Stadien wurde an Injektionspräparaten vorgenommen. So fanden wir bei einem Embryo, dessen Kopflänge 3,9 cm betrug, neben dem Foramen jugulare noch drei Stellen, an denen das Hirnblut das Schädelinnere verlässt. Einmal die früher beschriebene Verbindung mit der hinteren Gesichtsvene, die jedoch jetzt schon bedeutend mächtiger geworden ist, während die Vena jugularis interna, die mit dem Vagus die Schädelhöhle verlässt, zu einem ziemlich unbedeutenden Gefäß geworden ist; dann eine zweite, die am inneren Augenwinkel entstanden ist und dadurch gebildet wurde, dass vom peripheren Ende des Sinus long. sup. quer nach beiden Seiten hin Venen aufgetreten sind, die am oberen Orbitalrand die knöcherne Schädelwand durchbohren und so eine Verbindung des großen Sichelblutleiters mit der vorderen Gesichtsvene vermitteln; schließlich die stärkste Verbindung, welche sich dadurch hergestellt hat, dass die früher beschriebene, medial vom Unterkiefer verlaufende Seitenvene der Vena facialis ant. sich mit den mächtig ausgebildeten Orbitalvenen und mit Venen, die durch das gerissene Loch die Schädelhöhle verlassen, verbunden hat. Das venöse Blut der Orbita, welches früher durch die Anlage des Sinus cavernosus (Fig. 5 s.o) sich in den Sinus transversus ergossen hat, hat seine Verlaufsrichtung geändert und strömt jetzt direkt in die Gesichtsvenen ab. Es hat sich nämlich beiderseits vom Keilbeinkörper und vom basalen Theil des Hinterhauptbeines je ein mächtiger venöser Sinus gebildet — Sinus petrobasilaris und Sinus cavernosus —, welch letzterer sein Blut in die Augenvenen abführt.

Mit diesem basilaren Sinus steht auch der Sinus transversus in Verbindung, und zwar durch eine Vene, welche längs der Kante der Felsenbeinpyramide vom queren Blutleiter nach vorn verläuft und sich in den basalen Sinus ergießt. Dieser Blutleiter entspricht dem Sinus petrosus sup. Dieser Verbindungsast sowohl als auch der Sinus cavernosus selbst haben sich aus dem früher beschriebenen

Venenabschnitte gebildet, der das Blut der Orbita dem Sinus transversus zuführte. An dem Präparate, welches dieser Beschreibung zu Grunde liegt, sind auf der linken Seite noch beide Jugularvenen vollständig erhalten, die äußere überwiegt jedoch die innere bereits etwas an Mächtigkeit; knapp über der Brustapertur vereinigen sich beide Venen. Auf der rechten Seite war neben einer mächtigen Vena jugularis ext. nur mehr ein kaum bis zur Mitte der Trachea reichendes, neben dem Vagus verlaufendes Stück der inneren Jugularvene darstellbar, ein Verhalten, wie es dem von RATHKE (17) beschriebenen entspricht.

Was schließlich die Kopfvenen des ausgewachsenen Meerschweinchens anlangt, so stimmen diese mit den eben beschriebenen fast vollständig überein. Nur sehen wir, dass die Vena jugularis interna — in den meisten Fällen wenigstens — vollständig zu Grunde gegangen ist, so dass die Vena jugularis externa neben dem Wirbelvenenplexus das einzige abführende Gefäß für das venöse Blut des Schädels darstellt. In einigen Fällen war das Stück der inneren Jugularvene, welches sich direkt an das Foramen jugulare anschließt, noch deutlich vorhanden und stand dann mit der äußeren Jugularvene durch den an der medialen Seite des Unterkiefers befindlichen Venenplexus in Verbindung.

Fassen wir nun das über die Entwicklung der Venen des Kopfes bei den Embryonen von Meerschweinchen Gefundene zusammen, so ergibt sich, dass die erste auftretende Venenbahn der Kopfgregion an der medialen Seite sämtlicher Kopfnervenanlagen, dem Hirnrohre eng angeschlossen, verläuft. Bald bildet sich jedoch neben dieser medialen, vom Trigeminus an centralwärts bis zum Hypoglossus eine laterale Venenbahn aus, die sich so rasch entwickelt, dass die mediale Bahn, mit der sie durch Anastomosen in Verbindung steht, zu Grunde geht, und nun das Blut der Kopfgregion sich in einem Gefäß sammelt, welches bis zum Trigeminus seine ursprüngliche Lage beibehalten hat, centralwärts von diesem Nerven jedoch bis zum Hypoglossus eine laterale Lage den Nerven gegenüber einnimmt. Schließlich gelangen auch der fünfte und der zwölfte Hirnnerv an die mediale Seite der Vene. Mit dem Auftreten der Schädel skeletanlage bildet sich ein Zustand aus, in welchem das Blut der vorderen Hirnabschnitte die Schädelhöhle durch ein Gefäß verlässt, welches der lateralen Seite des Facialis eng angeschlossen ist (*v.c.l.*), während das Blut vom Hinter- und Nachhirn eine Bahn benutzt, die an der lateralen Seite der Vagusgruppe ihren Verlauf nimmt. Beide Gefäße

vereinigen sich knapp an der Hinterfläche der Labyrinthkapsel. Das mit dem Vagus verlaufende Gefäß stellt die Anlage der späteren Wurzel der Vena jugularis interna dar und ist bald bestimmt, das einzige abführende Gefäß der Schädelhöhle zu werden, nachdem sich an der dorsalen Seite des Gehörlabyrinths eine Anastomose zwischen vorderer und hinterer Hirnvene ausgebildet hat, und die neben dem Facialis passierende Abflussbahn der vorderen Hirnvene obliteriert ist. Dies ist ein Verhalten, wie es dem beim Menschen vollkommen entspricht. Zu der schon früher aufgetretenen, am inneren Augenwinkel entspringenden Gesichtsvene hat sich jetzt eine zweite gesellt, die das Blut vom äußeren Ohre und der Schädeloberfläche sammelt und sich mit der früheren am Kieferwinkel vereinigt.

Durch die nun erfolgende mächtige Ausbildung des Gesichtschädels im Vergleiche zum Hirnschädel erlangen auch die Gesichtsvenen größere Mächtigkeit, und es stellen sich nun Verbindungen dieser beiden Venensysteme her, deren erste beim Meerschweinchen hinter und über dem äußeren Gehörgang auftritt und den Sinus transversus mit der hinteren Gesichtsvene verbindet. Inzwischen hat sich auch eine Vene ausgebildet, die aus der Tiefe des Gesichtschädels das Blut abführt und sich mit der vorderen Gesichtsvene verbindet, nachdem sie den Unterkiefer an dessen medialer Seite gekreuzt hat. Eine weitere Verbindung zwischen Gesichts- und Schädelvenen entsteht am inneren Augenwinkel, indem hier zwischen Sinus sagittalis superior und der vorderen Gesichtsvene sich eine Anastomose ausbildet. Schließlich hat sich auch die an der medialen Seite des Unterkiefers gelegene Vene mit den Orbitalvenen und so mit den zu beiden Seiten des Keilbeinkörpers gelegenen Sinus verbunden. Es übernimmt mithin allmählich die Vena jugularis externa die Abfuhr des venösen Schädelblutes, welche früher die innere Jugularvene allein besorgt hatte.

So sehen wir, wie das Blut des Schädellinneren seine mit dem Facialis verlaufende Abflussbahn verliert, wie die neben dem Vagus verlaufende Bahn hierauf eine Zeit lang das einzige abführende Gefäß darstellt, wie sich schließlich Verbindungen der Gesichtsvenen mit den Hirnvenen herstellen, die eine solche Mächtigkeit erlangen, dass die Vena jugularis interna entweder ganz verschwindet oder nur als unscheinbares Gefäß bestehen bleibt. Für das Meerschweinchen also haben die Angaben RATHKE's über die Entwicklung der Venen des Halses und Kopfes, die LUSCHKA zu den, wie sich gleich



zeigen wird, auch mit Rücksicht auf andere Säuger und den Menschen unhaltbaren Angaben geführt haben, keine Geltung.

Durch die Liebenswürdigkeit Prof. HOCHSTETTER's, der mir seine Schnittserien durch Säugerembryonen freundlichst zur Verfügung stellte, war ich in die Lage gesetzt, die Venenverhältnisse des Kopfes auch an anderen Säugerembryonen zu studiren. Dabei stellte es sich heraus, dass sich die am Meerschweinchen beschriebenen Verhältnisse bei den anderen Säugern in fast ganz gleicher Weise wiederfinden. So standen mir ungefähr 27 vollständige Serien durch Kaninchenembryonen zur Verfügung, und zwar bildeten diese eine ununterbrochene Reihe von einem Stadium mit zwei Urwirbeln in der Anlage bis zum Alter von 15 Tagen. Um Wiederholungen von Beschreibungen zu vermeiden, will ich hier nur auf die mit dem Meerschweinchen übereinstimmenden und davon abweichenden That-sachen aufmerksam machen. So verläuft bei einem Kaninchenembryo vom 9. Tag die erste auftretende Vene der Kopfreion medial von sämtlichen Hirnnerven, entspricht somit dem als Vena cardinalis anterior beim Meerschweinchen bezeichneten Gefäß; ein Kaninchenembryo vom 11. Tage weist die gleichen Verhältnisse auf wie der in Fig. 2 abgebildete Meerschweinchenembryo, am 14. Tage setzt sich bei Kaninchenembryonen das abführende Gefäß bereits aus zwei Hauptwurzeln zusammen, deren eine mit dem Facialis, deren andere mit dem Vagus verläuft, ein Verhalten, wie wir es bei dem in Fig. 3 abgebildeten Meerschweinchenembryo näher beschrieben haben. Zu bemerken ist, dass beim Kaninchen nicht wie beim Meerschweinchen die in der Gegend des Gehörganges gelegene Verbindung der Gesichtsvene mit den Schädelvenen die erste ist, sondern dass früher als diese die Verbindung sich herstellt, die das Blut aus der Orbita und so auch aus dem Schädel an der medialen Seite des Unterkiefers verlaufend, in die vordere Gesichtsvene abführt.

Bei Katzenembryonen, von denen mir fünf vollständige Serien zu Gebote standen und Gesamtlängen von 8,5, 9, 9,4, 12 und 16 mm aufwiesen, wiederholen sich die gleichen Verhältnisse. Dies scheint mir um so bemerkenswerther, als man daraus ersieht, dass in jungen Entwicklungsstadien die Venenbahnen der Säuger die gleichen sind, gleichviel ob beim erwachsenen Thier das Blut der Schädelhöhle diese durch ein Foramen jugulare spurium verlässt oder nicht, wie Letzteres ja bei der Katze der Fall ist. In einer dieser Schnittserien konnte ich auch um den Nervus hypoglossus eine deutliche venöse Inselbildung, welche der Verlagerung der Venen den Nerven gegenüber



vorausgeht, nachweisen, ein Stadium, welches in meinen Schnittserien durch Meerschweinchenembryonen nicht auffindbar war, obwohl ein solches doch gewiss vorhanden sein muss. Ein Schweineembryo von 8,5 mm gesammter Länge und 4,7 mm Kopflänge bot die gleichen Venenverhältnisse dar, wie Meerschweinchenembryo Fig. 2.

Auch an vier menschlichen Embryonen, deren Schnittserien mir von Prof. HOCHSTETTER freundlichst zur Durchsicht überlassen wurden, habe ich die Venenverhältnisse des Schädels studiert. Bei einem Embryo, dessen größte Länge 7 mm und dessen Kopflänge 5,25 mm betrug, verläuft das abführende Gefäß ziemlich eng dem Hirnrohre angeschlossen vom Vorderhirn, dorsalwärts von den Augenanlagen, caudalwärts, nimmt eine an der ventralen Seite der Augenblasen entspringende, centralwärts ziehende Vene auf, wendet sich dann mehr medial, um an die mediale Seite des Trigemini zu gelangen. Von hier aus nimmt das Gefäß eine mehr oberflächliche Lage ein, um an die laterale Seite des Facialis und an die vordere, laterale Seite des Gehörbläschens zu gelangen. Besonders interessant gestalten sich die Verhältnisse im Bereiche des Vagus. Es bildet sich hier eben die laterale Bahn aus, und zwar derart knapp am Nerven, dass auf einigen Schnitten der Nerv im Lumen der Vene zu liegen scheint. Nur daran, dass eine doppelte Endothellamelle gekrösartig zum Nerven hinzieht und denselben umscheidet, erkennt man, dass derselbe nicht frei im Gefäßlumen liegt. Man sieht deutlich an einigen Schnitten, wie der Nerv lateral an die Vene andrängt und so allmählich in das Venenlumen zu gelangen scheint. Weiter centralwärts gelangt die Vene an die mediale Seite des Hypoglossus, der ihr eng anliegt. Wir finden also hier ganz ähnliche Verhältnisse wie bei dem Meerschweinchenembryo der Fig. 2. Dies ist ein Verhalten, wie es bereits von His in seiner Anatomie menschlicher Embryonen, 1880, genau beschrieben wurde.

Bei einem Embryo von 11 mm größter Körperlänge und 9 mm Kopflänge finden wir ein gleiches Verhalten, nur hat sich hier um den Hypoglossus eine ähnliche Insel gebildet wie in dem früheren Stadium um den Vagus.

Bei einem Embryo von 15 mm Steiß-Scheitellänge und 10 mm Kopflänge finden wir zwei als Sinus sagittales zu bezeichnende Gefäße, die an einigen Stellen bereits mit einander kommunizieren. An der hinteren Peripherie der Großhirnanlagen weichen beide lateralwärts aus einander, — Sinus transversus — ziehen dann an der medialen Seite des Trigeminalganglion weiter, nehmen hier das

abführende Gefäß der Orbita, die primitive Anlage des Sinus cavernosus auf, um mit dem Facialis, dessen lateraler Seite eng angeschlossen, das bereits als chondrogenes Gewebe differenzierte Gewebe der Schädelbasis zu durchbohren. Caudalwärts und unter der Anlage des häutigen Labyrinths vereinigt sich dieses Gefäß mit der an der lateralen Seite des Vagus verlaufenden Vene, die das Blut vom Hinter- und Nachhirn sammelt und so mit der beim Meerschweinchenembryo der Fig. 3 beschriebenen übereinstimmt. Von hier zieht die Vene weiter, quert den Hypoglossus an seiner lateralen Seite und gelangt schließlich zum Ductus Cuvieri. Auch hier ist bereits lateral vom Trigeminalganglion eine Vene aufgetreten, die mit der medial vom Ganglion verlaufenden Vene eine Veneninsel um dasselbe bildet. Ein Embryo, dessen größte Länge 20 mm und dessen Kopflänge 11,5 mm betrug, weist ähnliche Verhältnisse auf. Nur hat sich hier die Insel um die Labyrinthanlage bereits ausgebildet, so dass ein Theil des venösen Blutes der vorderen Hirnpartien die Schädelhöhle durch das Foramen jugulare verlässt. Bevor die Vene den Facialiskanal erreicht, nimmt sie die Orbitalvene auf, welche längs der dorsalen Fläche der Labyrinthkapsel nach rückwärts verläuft, mithin die Anlage des Sinus petrosus sup. darstellt. Bei einem dreimonatlichen menschlichen Embryo schließlich fanden sich bis auf die Anlage des Sinus cavernosus durchwegs Verhältnisse, wie sie der erwachsene Mensch aufweist, nirgends ist auch nur eine Spur einer Verbindung der Venen des Hirns mit den Gesichtsvenen vorhanden, die jener das sogenannte Foramen jugulare spurium beim Menschen passirenden Verbindung entsprechen würde. Der Sinus cavernosus ist noch durch ein einfaches Gefäß dargestellt, welches folgenden Verlauf nimmt: Die Orbitalvenen sammeln sich in einem Stamm, der, zwischen Nervus opticus und zweitem Ast des Trigemini eingeschlossen, zur Fissura orbitalis sup. zieht, durch diese in die Schädelhöhle eintritt, wo er, unter dem ersten Ast des Trigemini und den Augenmuskelnerven vorbei, medianwärts zum Keilbeinkörper zieht. Hier, also im Bereich des Abschnittes, aus dem später der Sinus cavernosus hervorgeht, nimmt die Vene einige kleinere zuführende Gefäße auf, kreuzt dann die Carotis an ihrer lateralen Seite, um schließlich medianwärts vom Ganglion Gasseri (von hier ab als Anlage des Sinus petrosus sup.), dann lateralwärts vom Acustico-facialis die Felsenbeinkante zu erreichen, entlang welcher sie nach rückwärts verläuft, um sich dann in den Sinus transversus zu ergießen.

So finden wir bei den untersuchten Säugern sehr schön übereinstimmende Verhältnisse in Bezug auf die erste Entwicklung der Venen des Kopfes. Überall wird die ursprünglich medial von den Kopfnerven gelegene Vene durch ein Gefäß ersetzt, das eine laterale Lage den Nerven gegenüber einnimmt. Diese Lageveränderung geht durch Inselbildung vor sich, und zwar bilden sich derartige Inseln zuerst um *Acustico-facialis*, fast zu gleicher Zeit auch um den *Vagus* herum, dann erst erfolgt die Verlagerung der Venenbahn dem *Hypoglossus* gegenüber; dem *Trigeminus* gegenüber behält die Vene verhältnismäßig lange ihre ursprüngliche Lage bei. Ist das knorpelige Skelet angelegt, so verlässt das Blut der vorderen Hirnabschnitte gemeinsam mit dem *Facialis* die Schädelhöhle, während das Blut des Hinter- und Nachhirns von einer Vene gesammelt wird, die durch das *Foramen jugulare* an der lateralen Seite des *Vagus* nach außen zieht; hier verbinden sich beide Gefäße zur *Vena jugularis interna*. Bald jedoch obliterirt nach Ausbildung einer Anastomose dorsalwärts vom Gehörorgan die neben dem *Facialis* austretende Vene, so dass die neben dem *Vagus* austretende Vene die einzige abführende Blutbahn des Schädels darstellt. An dieses Verhalten schließen sich die nun sekundär auftretenden Verbindungen der Gefäße des Schädelinneren theils mit den Gesichtsvenen, theils mit den Venen des Rückenmarkes an. Dabei geht die Bahn durch das *Foramen jugulare* entweder vollständig oder nur zum Theil zu Grunde. Die bei den meisten Säugern auftretende sekundäre Verbindung ist die, welche das *Foramen jugulare spurium* zum Austritte benutzt, doch giebt es auch Thierformen, z. B. die Katze, bei denen ein solches gar nicht zur Ausbildung kommt, obwohl die *Vena jugularis interna* fast vollständig zu Grunde gegangen ist. Hier treten eben die sekundären Verbindungen, welche die Orbital- und Nachhirnvenen eingehen, für diese Gefäße ein. Mithin kann man wohl behaupten, dass die *Vena jugularis interna* als Fortsetzung des *Sinus transversus*, wie sie beim Menschen und beim Affen am schönsten ausgebildet ist, ein primitiveres Verhalten darstellt, als es sich uns in den Venenverhältnissen bei Thieren darbietet, bei welchen die *Vena jugularis externa* die hauptsächliche, wenn nicht einzige abführende Bahn des Schädelinneren darstellt. Über die Ursache für die Obliteration der *Vena jugularis interna*, dort wo eine solche erfolgt, wird sich wohl nur nach einer an einem sehr reichen Materiale ausgeführten vergleichend-anatomischen Untersuchung etwas Bestimmtes aussagen lassen. Sein Hauptaugenmerk wird man da wohl



auf die Schädelformation, die Kopfhaltung und die theilweise durch diese bedingte stärkere Ausbildung der Muskulatur der dorsalen und ventralen Seite der Wirbelsäule, sowie auf das Verhalten dieser Muskulatur den Venen gegenüber richten müssen. Bei der Durchsicht meiner Schnitte durch die Köpfe von Meerschweinchenembryonen hatte es den Anschein, als ob die mächtige Ausbildung der *Bulla tympanica* den Vaguskanal derart verenge, dass für die Vene nicht genügend Platz vorhanden wäre, wesshalb sich das Blut andere Abflussbahnen suchen müsse. Dass jedoch die mächtige Entwicklung der *Bulla tympanica* thatsächlich einen die Vene beeinträchtigenden Einfluss ausübe, dagegen spricht der Umstand, dass es Säuger giebt, die trotz großer *Bulla* ein relativ weites Foramen jugulare besitzen, wie z. B. *Phoca vitulina*, *Mus rattus*, hingegen wieder bei anderen, so bei *Dasypus*, *Petaurus flaviventer* sowohl die *Bulla* als auch das Foramen jugulare sehr klein sind.

Vergleicht man nun die eben geschilderten Verhältnisse der Entwicklung der Venen des Kopfes mit dem, was über die Entwicklung derselben Venen bei niederen Vertebraten bekannt geworden ist, so zeigen sich neben manchen Verschiedenheiten doch viele, wesentlich übereinstimmende Punkte.

Betrachten wir zunächst die Entwicklung der Kopfvenen bei den Selachiern, so ist vor Allem der Arbeit RABL's (15) »Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier« Erwähnung zu thun. RABL beschreibt hier, wie die *Vena cardinalis anterior medial* von dem Ganglion des Trigemini, des Acustico-facialis, des Gehörbläschens und der Wurzeln des Glossopharyngeus und Vagus immer eng dem Hirnrohre angeschlossen nach hinten zieht, um schließlich lateral von der Chorda, dann lateral von der Aorta den Ductus Cuvieri zu erreichen. Wir finden also hier genau die gleichen Lageverhältnisse der Vene, wie in sehr jungen Stadien von Säugerembryonen. Bei Selachiern (*Pristiurus*) bildet sich nun neben der medialen auch eine laterale Venenbahn aus; dieselbe zieht lateral und etwas ventral vom Gehörbläschen nach hinten, um sich noch über dem Kiemendarm mit der medialen Bahn zu vereinigen. Der laterale Stamm wird nun so mächtig, dass er den eigentlichen Hauptstamm bildet, während der mediale nur mehr ein unbedeutendes Gefäß darstellt.

Es sind also hier in einem gewissen Entwicklungsstadium gleichzeitig sowohl die mediale als die laterale Bahn in ihrer ganzen Länge ausgebildet. Mit diesen Angaben von RABL stimmen im



Großen und Ganzen, so weit es sich um junge Entwicklungsstadien handelt, die von RAFFAELE (16) gemachten überein. Auch nach den Angaben dieses Autors ist das ursprünglich abführende Gefäß — RAFFAELE nennt es *Vas cerebro-spinale* — medial von den Hirnnerven gelegen. Allmählich bildet sich dann von vorn nach rückwärts, an der lateralen Seite der Kopfnerven gelegen, ein abführendes Gefäß aus, welches sich knapp oberhalb des Ductus Cuvieri in das Cerebrospinalgefäß, welches unserer *Vena cardinalis anterior* entspricht, ergießt. Dieses sekundäre Gefäß wird als *Jugularis* oder *Cardinalis anterior* bezeichnet. Bald soll jedoch die Verbindung dieser beiden Gefäße zu bestehen aufhören, und es soll, während das laterale Gefäß die gesamte Blutmasse des Kopfes ableitet, das *Vas cerebro-spinale* sich caudalwärts verlängern und zu einer Arterie werden, welche durch Vereinigung mit der der anderen Seite die *Art. spinalis impar* bildet. Bezüglich dieser letzteren Angabe bemerkt HOCHSTETTER (8) jedoch, dass er sie für die Embryonen von *Acanthias* nicht bestätigen konnte. In dem für uns wichtigen Punkt stimmen jedoch die Angaben RAFFAELE's mit denen der anderen Autoren überein, darin nämlich, dass die ursprüngliche abführende Bahn des Kopfes eine mediale, die sich später bildende eine laterale Lage den Nerven gegenüber einnimmt. Die definitiven Venenbahnen der Selachierschädel weisen Verhältnisse auf, welche nur in geringem Maße an das ursprüngliche Verhalten erinnern. Das venöse Blut der vorderen Hirnpartien wird durch eine *Vena cerebralis ant.* in den Orbitalsinus abgeführt, während das Blut der hinteren Hirnabschnitte nach REX (19) sich durch den Jugularkanal in die Jugularvene ergießt. Dieser Jugularkanal führt jedoch nur die Vene nach außen, der *Vagus* verläuft durch einen in der Nähe befindlichen Kanal; GEGENBAUR (3), der auch diesen neben dem Vaguskanal gelegenen Gang beschreibt, spricht sich nicht bestimmt darüber aus, ob durch diesen Kanal eine Vene oder eine Arterie das Cranium durchsetzt. Jedenfalls wäre es sehr interessant, die Entwicklung der definitiven Venenbahnen aus den primitiven bei Selachiern des Genaueren zu studieren.

Was die Entwicklung der Kopfvenen der Amphibien anlangt, so finden wir hier ebenfalls zwei Venenbahnen, eine mediale und eine laterale. HOUSSAY (9), auf dessen Arbeit hier näher einzugehen uns zu weit führen würde, beschreibt eine medial von den Nerven gelegene *Vena cardinalis anterior* und eine oberflächlich gelegene *Vena lateralis*. Diese beiden Venen sollen zu gleicher Zeit auftreten.

In jungen Stadien vom Axolotl hat FIELD (2)<sup>1</sup> nur eine Venenbahn beschrieben, die durch das Ganglion nodosum und faciale von der Arterie getrennt ist. Später gelangt die Vene von der medialen Seite auf die laterale Seite des Vagus. Etwas später hat HOCHSTETTER (8), unabhängig von FIELD, bei *Salamandra atra* ähnliche Verhältnisse in Bezug auf die Entwicklung der Venen des Kopfes gefunden, wie sie von RABL bei jungen *Pristinurusembryonen* geschildert wurden. So finden wir also auch bei Amphibien eine ursprünglich medial von den Hirnnerven gelegene Vene, welche später durch eine neugebildete, lateral gelegene ersetzt wird.

Ein etwas mehr entwickeltes Stadium, in welchem die laterale Venenbahn schon einen höheren Grad der Ausbildung erlangt hat, beschreibt FIELD (1) für Embryonen des Axolotl. Er beschreibt hier zwei venöse Gefäßsysteme der vorderen Körperregion, ein ventrales und ein dorsales. Das erstere entsteht aus zwei Ästen, deren einer vom Mandibulare, der andere vom Basihyoid das Blut abführt. Das dorsale Gefäßsystem stellt das System der Jugularvenen dar. Die Jugularis interna giebt einen Ast ab, der neben dem Ganglion nodosum in die Schädelhöhle tritt und sich hier an den rückwärtigen Hirnabschnitten vertheilt. Dann ziehen Carotis und Jugularis gemeinsam weiter bis zum Facialisganglion, hier trennen sie sich, indem die Carotis an der medialen, die Jugularis an der lateralen Seite des Nerven verläuft. Die Vene behält jetzt ihre laterale Lage bei, sendet aber noch einen Ast vor dem Trigeminalganglion in die Tiefe, der mit der Carotis weiterzieht; der Stamm der Vene selbst theilt sich schließlich in einen supraorbitalen und infraorbitalen Ast, deren letzterer sich zur Zahnleiste begiebt. Wir finden hier also ein Verhalten, wie es dem in Fig. 3 beim Meerschweinchen mitgetheilten entsprechen dürfte. Ein ähnliches Stadium wird von GOETTE (4) bei der Unke beschrieben.

Was die definitiven Venenbahnen des Schädels der Amphibien anlangt, so giebt GRUBY (6) an, dass bei der Kröte sowohl eine Vena jugul. int. als auch externa bestehe, dass die innere Jugularvene mit dem Vagus durch das Foramen jugulare ziehe; somit weist sie noch das primitive Verhalten auf. Nach REX (18) soll bei Urodelen der Sinus jugularis, welcher das Foramen jugularis aufsucht, mit dem neunten

<sup>1</sup> Die betreffende Stelle, pag. 233 Anmerkung, lautet wörtlich: The vein is separated from the arterial trunk by the ganglia nodosum and faciale. Recalling the earlier position of the vein, it will be seen that it has been transferred from the median to the external side of the vagus nerve.

und zehnten Hirnnerven die Schädelhöhle verlassen, während bei den Anuren das Blut neben dem Trigeminus die Schädelhöhle verlässt. REX hält das Verhalten der Urodelen mit Rücksicht auf die mächtige Jugularbahn für das primitivere.

Bei Reptilien haben GROSSER und BREZINA im hiesigen Institut in nachstehender Arbeit (s. pag. 289) die Entwicklung der Kopfvenen untersucht, und, wie ersichtlich, stimmen die Verhältnisse hier mit denen bei Säugern rücksichtlich junger Entwicklungsstadien gefundenen bis zu einem Stadium, welches der Fig. 2 entspricht, sehr schön überein. Bei Eidechsen und Schildkröten bleiben diese Verhältnisse, wenn wir von den Hirnvenen absehen, fast unverändert bestehen, bei *Tropidonotus* dagegen bloß in den Theilen, welche caudal vom Facialis gelegen sind, während cranialwärts von diesem Nerven sekundäre Verhältnisse auftreten. Als Vena capitis lateralis kann man sowohl bei Sauriern als bei Säugern ein Venenstück bezeichnen, welches zwischen Facialis und Hypoglossus lateral von den Nerven gelegen ist. Von dieser Vene bleibt bei den untersuchten Säugern nur das kurze Theilstück erhalten, welches lateral von der Vagusgruppe und vom Hypoglossus gelegen ist. Wie aus der Arbeit GROSSER's und BREZINA's ersichtlich ist, entspricht der Vena cereбрalis anterior der Reptilien (RATHKE's Sinus transversus) nur das Anfangsstück des Sinus transversus der Säuger, das Stück nämlich, welches zwischen dem Ende des großen Sichelblutleiters und dem Trigeminus gelegen ist. Eine Vene, welche der Vena cereбрalis media, RATHKE's Sinus petrosus, entsprechen würde, konnte ich bei Säugern nicht nachweisen. Was den Sinus cavernosus betrifft, so bildet sich dieser bei Sauriern aus dem Anfangsstück der Vena cardinalis, während beim Meerschweinchen sich dieser Sinus aus den primitiven, das Blut des Auges und der Orbita abführenden Gefäßen entwickelt.

Was schließlich die Vögel anlangt, so hat hier KASTSCHENKO (10) beim Hühnchen über Venenentwicklung am Schädel bemerkenswerthe Angaben gemacht. Er beschreibt hier, wie die erste auftretende Vene des Schädels bis zur Mitte des dritten Tages medial von sämtlichen Hirnnerven verläuft; am Ende des dritten Tages liegen die Nn. faciales und glossopharyngei medial von dieser Vene, am sechsten Tage nimmt auch der Vagus diese Lage ein. Nach sechs Tagen wird der Trigeminus von starken Ästen der Vena jugularis bedeckt und erscheint so auch an der medialen Seite der Vene. Wie bei Säugern in jungen Entwicklungsstadien, finden wir auch hier, dass die ursprünglich medial von den Kopfnerven gelegene Vene durch ein Gefäß ersetzt wird, welches eine laterale Lage den



Nerven gegenüber einnimmt. Über die Art und Weise, wie sich diese laterale Bahn entwickelt, macht KASTSCHENKO ganz bestimmte Angaben. Er beschreibt nämlich, wie die drei Nervenstämme die Vene, ohne dass diese ihre Kontinuität verliert, allmählich durchschneiden und so eine mediale Lage gegenüber der Vene einnehmen. Bei Säugern zeigte es sich hingegen, dass die Lageveränderung der Vene den Nerven gegenüber stets durch Inselbildung vor sich geht. Es kommen da zwar auch Bilder vor, welche den von KASTSCHENKO beschriebenen sehr ähnlich sind, wie wir dies bei einem menschlichen Embryo näher gezeigt haben, doch war der Nerv stets vom Lumen der Vene noch durch Endothel getrennt. Die Inselbildung erfolgte hier eben sehr knapp am Nerven.

So finden wir in der ganzen Wirbelthierreihe, so weit bis jetzt Untersuchungen darüber vorliegen, wie das ursprünglich medial von den Kopfnerven gelegene abführende Gefäß durch eine Vene ersetzt wird, die eine laterale Lage den Nerven gegenüber einnimmt, wie die Fortsetzung dieses Gefäßes im Bereiche des Halses durch seine Topographie als *Vena jugularis interna* anzusprechen ist, um entweder allein die gesammte Abfuhr des venösen Blutes der Schädelhöhle zu besorgen, oder, sei es theilweise, sei es vollständig, dies einer äußeren Jugularvene zu überlassen, die sich ganz unabhängig von der früheren und in einer verhältnismäßig späten Periode des Embryonallebens entwickelt.

Was schließlich die gewählte Nomenklatur anlangt, so habe ich das in der ganzen Wirbelthierreihe als erstes auftretende Gefäß des Schädels als *Vena cardinalis anterior* bezeichnet, während das lateral von den Kopfnerven verlaufende Gefäß als *Vena capitis lateralis* bezeichnet wurde, eine Vene, deren Fortsetzung, nachdem der Hals gebildet ist, von der Schädelbasis an wegen ihrer Lage und ihrem Austritt aus dem Schädel nur als *Vena jugularis interna* zu bezeichnen ist. Das später als diese Vene auftretende Gefäß, das vom Gesichtsschädel entspringt, dokumentirt sich durch seinen Ursprung und seine oberflächliche Lage als *Vena jugularis externa*, und somit kann davon, dass eine äußere Jugularvene die erste Abflussbahn des embryonalen Kopfes darstellt, nicht mehr die Rede sein.

Zum Schlusse sei mir noch gestattet, Herrn Prof. ZUCKERKANDL und Herrn Prof. HOCHSTETTER für die Erlaubnis, im Institute arbeiten zu dürfen und für die lebenswürdige Unterstützung, die ich jeder Zeit in Rath und That fand, aufs wärmste zu danken.

Wien, Mai 1895.



## Litteraturverzeichnis.

---

- 1) H. H. FIELD, Sur la circulation embryonnaire dans la tête chez l'Axolotl. *Anatom. Anzeiger*. 1893. pag. 634.
  - 2) — The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. *Bulletin of the museum of comparative zoölogy at Harvard College*. Vol. XXI. No. 5.
  - 3) C. GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. III. Heft. Leipzig 1872.
  - 4) A. GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
  - 5) GROSSER und BREZINA, Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien. *Morphol. Jahrbuch*. Bd. XXIII.
  - 6) GRUBY, Recherches anatomiques sur le système veineux de la Grenouille. Paris 1841.
  - 7) W. HIS, Anatomie menschlicher Embryonen. I. Leipzig 1880. pag. 83.
  - 8) F. HOCHSTETTER, Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Herausgegeben von MERKEL und BONNET. Bd. III. pag. 460. 1893.
  - 9) M. F. HOUSSAY, Sur la circulation embryonnaire dans la tête chez l'Axolotl. *Comptes rendus de l'académie des sciences*. T. CXV. pag. 132.
  - 10) KASTSCHENKO, Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens. *Archiv für Anatomie und Physiologie*. *Anatom. Abtheilung*. 1887.
  - 11) KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879. pag. 928.
  - 12) LUSCHKA, Die Venen des menschlichen Halses. Bd. XX der Denkschriften der mathemat.-naturwiss. Klasse der kaiserl. Akademie der Wissenschaften. 1862. pag. 5.
  - 13) W. v. NOORDEN, Beitrag zur Anatomie der knorpeligen Schädelbasis menschlicher Embryonen. *Archiv für Anatomie und Physiologie* 1887.
  - 14) T. PARKER, On the blood-vessels of mustelus antarcticus. *From the philosophical transactions of the royal society*. Vol. CLXXVII (Part II. 1886).
  - 15) C. RABL, Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier. *Festschrift zum 70. Geburtstage LEUCKART's*. Leipzig 1892.
  - 16) F. RAFFAELE, Sistema vascolare nei Selacei. *Mittheilungen der Zoolog. Station zu Neapel*. Juli 1892.
  - 17) RATHKE, Über den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. 1838.
  - 18) H. REX, Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Amphibien. *Morph. Jahrbuch*. Bd. XIX. pag. 297.
  - 19) — Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Elasmobranchier. *Morph. Jahrbuch*. Bd. XVII. pag. 417.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XVIII.

<i>A</i> Auge,	<i>v.j.i</i> Vena jugularis interna,
<i>G</i> Gehöranlage,	<i>v.o</i> Vena ophthalmica,
<i>s.s.s</i> Sinus sagittalis superior,	<i>V</i> Nervus trigeminus,
<i>s.tr</i> Sinus transversus,	<i>VII</i> Nervus facialis,
<i>v.c.a</i> Vena cardinalis anterior,	<i>VIII</i> Nervus acusticus,
<i>v.c.l</i> Vena capitis lateralis,	<i>IX</i> Nervus glossopharyngeus,
<i>v.f.a</i> Vena facialis anterior,	<i>X</i> Nervus vagus,
<i>v.f.p</i> Vena facialis posterior,	<i>XI</i> Nervus accessorius,
<i>v.j</i> Vena jugularis,	<i>XII</i> Nervus hypoglossus.
<i>v.j.e</i> Vena jugularis externa,	

- Fig. 1. Querschnitt durch die Kopfanlage eines 3 mm langen Meerschweinchenembryo.
- Fig. 2. Profilkonstruktionsbild des Kopfes eines 6 mm langen Meerschweinchenembryo. 17 mal vergrößert.
- Fig. 3. Dasselbe eines 11 mm langen Meerschweinchenembryo. 17 mal vergrößert.
- Fig. 4. Dasselbe eines Meerschweinchenembryo von  $7\frac{1}{2}$  mm Kopflänge. 13 mal vergrößert.
- Fig. 5. Dasselbe eines 20 mm langen Meerschweinchenembryo. 7 mal vergrößert.

# Zur Morphologie der Mesenterialbildungen bei Amphibien.

Von

**Paul Mathes,**

Demonstrator.

---

(Aus dem ersten anat. Institut des Hrn. Prof. Dr. E. Zuckerkandl in Wien.)

---

Mit Tafel XIX und 10 Figuren im Text.

---

In einer im Jahre 1892 erschienenen Arbeit<sup>1</sup> hat KLAATSCH den Versuch gemacht, den Zustand der Mesenterien bei höheren Wirbelthieren auf Grund vergleichend-anatomischer Studien von den Mesenterialverhältnissen bei niederen Vertebraten abzuleiten. Als Ausgangsformen für die Vergleichung wählte er die Amphibien, weil er glaubte, in dieser Klasse und speciell bei den Urodelen Formen gefunden zu haben, die durch die »Einfachheit« ihrer Gekrösverhältnisse gewissermaßen die Grundlage für das Verständnis der Entwicklung complicirterer Bildungen bei den amnioten Wirbelthieren abgeben könnten.

Der von ihm hauptsächlich aus den Verhältnissen bei den Schwanzlurchen abgeleitete »Urzustand« stellt sich folgendermaßen dar: Der Darm durchzieht geradlinig in cranio-caudaler Richtung das Cölom; er zerfällt in drei Unterabtheilungen: den Vorder-, Mittel- und Enddarm. Die Grenze zwischen den beiden ersteren Abtheilungen bildet die Pylorusklappe, während der Beginn des Enddarmes durch einen blindsackartigen Anhang gekennzeichnet ist. Ventral

---

<sup>1</sup> Dr. HERMANN KLAATSCH, Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbelthiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII.

und dorsal ist der Darm durch ventrales und dorsales Gekröse an der Cöломwand befestigt. Während sich das dorsale Gekröse überall dort in größerer oder geringerer Ausdehnung erhält, wo der Darm frei ins Cölom hineinragt, ist die Ausdehnung des ventralen Gekröses nur eine beschränkte, wie unten näher erklärt werden soll.

In das ventrale Gekröse ist in der Höhe des Vorderdarmes die Leber vom Darm aus hineingewachsen und theilt es in zwei Theile: in einen zwischen Leber und Cöломwand ausgespannten Theil: das ventrale Lebergekröse oder *Ligamentum suspensorium hepatis*, und in einen dorsal von der Leber zwischen ihr und dem Darm sich erstreckenden Theil: das *Ligamentum hepato-entericum* KLAATSCH's. Außerdem besitzt die Leber an ihrer rechten Kante eine weitere mesenteriale Verbindung mit der hinteren Cöломwand, die von KLAATSCH und GOETTE als dorsales Lebergekröse bezeichnet wird. Dieser Name scheint mir desshalb nicht ganz zutreffend, weil die betreffende Gekrösplatte ja nicht an der dorsalen Leberfläche, sondern am rechten Leberrande ihren Ansatz findet; aus diesem Grunde und wegen ihres Verhaltens zur hinteren Hohlvene und zu der Lunge, eine Beziehung, die noch näher erörtert werden soll, würde die wenn auch etwas weitläufige Bezeichnung *Ligamentum hepato-cavo-pulmonale* vorzuziehen sein.

Das *Ligamentum hepato-entericum* fasst KLAATSCH zunächst als kontinuierlich verlaufende Platte auf, die erst dadurch eine Begrenzung ihrer Ausdehnung in caudaler Richtung über den *Ductus choledochus* hinaus findet, dass sie sich rechterseits mit dem der Duodenalschlinge angehörigen Abschnitte des dorsalen Gekröses vereinigt.

Das dorsale Lebergekröse, das KLAATSCH als Nebenplatte des ventralen Darmgekröses bezeichnet, soll an dem rechten Parietalgekröse entspringen. Diese Behauptung findet ihre wesentlichste Stütze in einer Mittheilung GOETTE's (12). Welches Gebilde beim erwachsenen Salamander, und nur solche hat KLAATSCH bei seinen Untersuchungen berücksichtigt, als Parietalgekröse im Sinne GOETTE's zu bezeichnen wäre, ist aus den Ausführungen KLAATSCH's absolut nicht ersichtlich. GOETTE bezeichnet als solches bei den Embryonen von *Petromyzon* Peritonealbrücken, die zur Überleitung der Stammvenen zum *Sinus venosus* dienen und somit dem *Mesocardium laterale* KÖLLIKER's entsprechen würden. Eine caudale Fortsetzung des rechten Parietalgekröses bildet bei *Petromyzonten* eine Gekrösplatte, die GOETTE als dorsales Lebergekröse bezeichnet. In ähnlicher Weise lässt GOETTE auch bei Amphibien das dorsale Lebergekröse



als eine caudale Fortsetzung des rechten Parietalgekröses entstehen. Aus den folgenden Beschreibungen ist klar ersichtlich, dass das Leberhohlvenengekröse der Urodelen sehr weit cranialwärts vom Ductus Cuvieri seinen Anfang nimmt und zu dem Ductus Cuvieri und daher auch zu dem Parietalgekröse in keinerlei direkter Beziehung steht.

Was das distale Ende des Leberhohlvenengekröses (wie das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale auch genannt wird) anbelangt, bemerkt KLAATSCH, dass es eben so wie das Ligamentum hepato-entericum mit dem dorsalen Darmgekröse verwächst. Weiter sagt KLAATSCH wörtlich (pag. 707):

»Bei dieser Anordnung der Theile wird offenbar vom dorsalen und ventralen Darmgekröse in Gemeinschaft mit dem dorsalen Leberhohlvenengekröse ein Cölomtheil umschlossen und von der übrigen Leibeshöhle gesondert, der rechts vom Darm, zwischen diesem und der Leber sich vom Parietalgekröse bis zum Vereinigungspunkte der drei Mesenterien erstreckt, die Bursa hepato-enterica. Durch mannigfache Perforationen bald des dorsalen, bald des ventralen Darmgekröses communicirt die Bursa mit dem übrigen Cölom.«

Die Darstellung, welche KLAATSCH von den Verhältnissen des Darmkanales und seiner Anhangsorgane liefert, stimmt mit großer Präcision mit den thatsächlichen Befunden überein. Dasselbe gilt auch mit Rücksicht auf die Beschreibung der Gekrösverhältnisse. Dagegen erscheint die von KLAATSCH gegebene Deutung der bei Amphibien an den Mesenterien gewonnenen Befunde in mancher Beziehung anfechtbar, was vor Allem seine Erklärung darin findet, dass KLAATSCH bei seinen vergleichend-anatomischen Studien die Ontogenese der Mesenterialbildungen, insbesondere der Amphibien, zu wenig berücksichtigt hat. In dieser Beziehung sind es hauptsächlich drei Punkte, die einer genauen Untersuchung bedürfen:

- 1) Die Entwicklung und Bedeutung des Ligamentum suspensorium hepatis,
- 2) Die Verhältnisse der Mesenterien am cranialen Ende des Cöloms,
- 3) Die Entwicklung des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale und seine Beziehungen zum Foramen hepato-entericum und zum Ligamentum hepato-entericum.

Über das Ligamentum suspensorium hepatis sagt KLAATSCH, dass

es sich bei Amphibien in besonders großer Ausdehnung erhalte; er schreibt ihm somit eine gewisse primäre Bedeutung zu.

Dass bei sehr jungen Embryonen von Amphibien ein zwischen Leber und ventraler Leibeswand ausgespannter Antheil des ventralen Darmgekröses bestehe, ist aus allgemein entwicklungsgeschichtlichen Gründen wohl mit Bestimmtheit anzunehmen; ein solches nachzuweisen ist mir jedoch bei keiner der von mir untersuchten Species möglich gewesen, da die innige Aneinanderlagerung der Theile eine sichere Entscheidung nicht gestattet, ob eine zellige Verbindung zwischen Leber und vorderer Bauchwand besteht oder nicht.

Bei älteren Stadien fehlt eine solche Verbindung wohl überall, wenn man auch an einzelnen Schnitten der Serien darüber in Zweifel bleiben könnte (vgl. pag. 268). Das endgültig bestehende *Ligamentum suspensorium hepatis* nun ist bestimmt eine sekundäre Bildung. Die Art seiner Entstehung wird später eine eingehende Besprechung erfahren.

Um der verschiedenen Bedeutung der beiden Gebilde Rechnung zu tragen, wähle ich für das primäre Gekröse den Namen *Mesohepaticum anterius*<sup>1</sup>, während ich bezüglich des sekundär gebildeten Gekröses an der alten Bezeichnung *Ligamentum suspensorium hepatis* festhalte. Eben so können die Gekrösverhältnisse am cranialen Ende der Leibeshöhle nur auf ontogenetischem Wege richtig gedeutet werden.

KLAATSCH sagt darüber Folgendes (pag. 706): »Diese Stammvenen riefen quere Mesenterialfalten hervor, welche vom ventralen Gekröse zur Rumpfwand zogen und welche am proximalen Ende des Cöloms, nach Sonderung der Perikardialhöhle, auch mit dem dorsalen Darmgekröse in Verbindung traten. So gehen am proximalen Leberende Parietalgekröse hervor, welche für die Leber eine dorsale Anheftung bedeuten. Damit ist der Ausgangspunkt gegeben für die Entfaltung eines dorsalen Lebergekröses.«

---

<sup>1</sup> Das Lageverhältnis der Leber zum ventralen Darmgekröse lässt sich dem der Herzanlage zu demselben Gekröse vergleichen; gerade so wie dieses durch die Herzanlage in zwei Theile geschieden wird, die man als dorsales und ventrales Herzgekröse (*Mesocardium posterius* und *anterius*) bezeichnet, geschieht ein gleiches durch die Leber; somit erscheint es consequent, die durch die Leber gebildeten zwei Theile des ventralen Darmgekröses ventrales und dorsales Lebergekröse (*Mesohepaticum anterius* und *posterius*) zu nennen, und nicht gerade die letztere Bezeichnung auf eine Gekrösplatte anzuwenden, die, wie schon oben erwähnt wurde, diesen Namen nicht vollkommen verdient.

Dass eine ähnliche Beziehung zwischen dorsalem Lebergekröse und sog. Parietalgekröse bei Amphibien nicht besteht, wurde schon oben (pag. 258) erwähnt. Eben so wenig lässt sich bei erwachsenen Formen eine Bildung nachweisen, die schlechthin als Parietalgekröse zu bezeichnen wäre. KLAATSCH meint, wenn er von Parietalgekröse spricht, damit höchstwahrscheinlich den ventralen Theil der Scheidewand zwischen Perikardialhöhle und übrigem Cölom. Dafür scheint das zu sprechen, was er über *Cryptobranchus japonicus* sagt. Er erwähnt nämlich, dass bei dieser Form zwischen ventraler Leberfläche, Parietalgekröse und seitlicher Cölomwand rechts und links Gekrösfalten gebildet sind, die von der ventralen Seite her jederseits eine Bucht der Pleuroperitonealhöhlen begrenzen. KLAATSCH erklärt diese Buchten für die Anlagen der Pleurahöhlen. Solche Gekrösplatten fand ich ganz konstant und in großer Ausdehnung auch bei Tritonen und Salamandra; sie sind zwischen Leber, ventralem Diaphragma und seitlicher Cölomwand ausgespannt, woraus hervorgeht, dass KLAATSCH ganz offenbar das ventrale Diaphragma für die Parietalgekröse erklärt hat, wofür, wie schon oben bemerkt wurde, absolut kein Anhaltspunkt besteht, da es bei erwachsenen Amphibien Bildungen im Sinne von Parietalgekrösen thatsächlich nicht giebt. Die Entwicklung des Diaphragma und der seitlichen Gekrösplatten, die angeblich »Pleurablindsäcke« ventralwärts begrenzen, wird am Schlusse dieser Arbeit eingehend besprochen werden.

Bezüglich der Erklärung der Verhältnisse, die sub 3 zusammengefasst sind, ergeben sich die größten Schwierigkeiten. Bei der allgemeinen Besprechung der Angaben KLAATSCH's sind wir bei der Erwähnung der sekundären Perforationen in den Wänden der Bursa hepato-enterica stehen geblieben. KLAATSCH beschreibt bei Amphibien Perforationsöffnungen, die sich im dorsalen und ventralen Darmgekröse an drei bestimmten Stellen finden: 1) Eine Öffnung im dorsalen Darmgekröse in dem Theile, der sich zwischen Milz und dorsaler Rumpfwand erstreckt; 2) in dem Theil des Ligamentum hepato-entericum, der cranial vom Ductus choledochus in der Konkavität der Vorder-Mitteldarmschlinge ausgespannt ist, und schließlich 3) eine Öffnung caudal vom Ductus choledochus zwischen Duodenum und Vena cava.

KLAATSCH nennt diese letztere Öffnung Foramen hepato-entericum und verlegt ihren Sitz in das Ligamentum hepato-entericum; dieses wird dadurch in zwei Theile geschieden: in einen cranial von dem Foramen und dem Ductus choledochus gelegenen Abschnitt, das



Ligamentum hepato-gastroduodenale, und in einen an der anderen Seite der Öffnung gelegenen Rest, das Ligamentum hepato-cavoduodenale.

Bei Urodelen fehlt nun dieses Foramen hepato-entericum, wie schon von HOCHSTETTER (16) angegeben wurde. Von Batrachiern soll nach KLAATSCH Pipa keine Perforation an der Stelle besitzen, während sie bei Bufo stets vorhanden ist; bei Rana findet sie sich bald, bald wird sie vermisst. Bei amnioten Wirbelthieren ist sie, mit Ausnahme der Chelonier, Crocodilier und Schlangen, überall zu finden und unter dem Namen Foramen epiploicum Winslowii allgemein bekannt; bei diesen Formen ist seine distale Begrenzung von der bei Amphibien verschieden, wesshalb KLAATSCH den indifferenten Namen Foramen hepato-entericum mit Recht eingeführt hat.

Es bildet somit das Ligamentum hepato-entericum mit dem Ligamentum hepato-cavo-pulmonale eine bis zum dorsalen Darmgekröse kontinuierlich verlaufende Gekrösplatte, wie dies KLAATSCH von dem auf Grund der Befunde bei Urodelen aufgestellten Urzustand der Gekröse fordert. Das Foramen hepato-entericum soll nun durch sekundäre Perforation des caudal vom Ductus choledochus befindlichen Abschnittes des Ligamentum hepato-entericum entstehen; KLAATSCH sagt (pag. 419), sie sei »von gleicher morphologischer Bedeutung resp. Unwichtigkeit, wie die proximal vom Ductus choledochus bei Urodelen und Anuren an zwei verschiedenen Punkten auftretenden Defekte«.

Die erste Frage nun, welche zu beantworten sein wird, ist die, ob die Deutung, die KLAATSCH bezüglich des Foramen hepato-entericum gegeben hat, durch entwicklungsgeschichtliche Thatsachen begründet ist. Es ist von vorn herein eben so wahrscheinlich, dass das Foramen hepato-entericum primär gebildet ist und bei einzelnen Formen sekundär verschlossen wird, als dass das Ligamentum hepato-entericum mit dem Ligamentum hepato-cavo-pulmonale zu einer kontinuierlichen Gekrösplatte verschmolzen ist, in der zwischen Ductus choledochus und Vena cava sekundär eine Perforation aufgetreten ist. Bei Urodelen fehlt das Foramen hepato-entericum: es ist daher nachzuweisen, ob eine Perforation ausgeblieben ist, oder ob die primäre Öffnung sekundär zum Verschluss gelangt ist.

In der Litteratur finden sich nun zahlreiche mehr oder minder genaue Angaben über die Entwicklung des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale bei Amnioten, jedoch rücksichtlich der Amphibien nur



eine ganz kurze Bemerkung GOETTE's, der dieses Mesenterium als Erster bei *Bombinator igneus* beschreibt und seine Beziehung zur hinteren Hohlvene hervorhebt, ferner eine etwas detaillirtere Angabe HOCHSTETTER's in dem schon oben (pag. 261) erwähnten Aufsätze »Über das Gekröse der hinteren Hohlvene«. In diesem Aufsätze kommt bezüglich der Amphibien einer Angabe besondere Bedeutung zu, durch die nämlich hervorgehoben wird, dass das Foramen epiploicum Winslowii (Foramen hepato-entericum KLAATSCH's) eine primäre Bildung sei, die bei Urodelen erst sekundär durch Auswachsen des »Hohlvenengekröses« verschlossen wird. Diese Angabe zog KLAATSCH weiter gar nicht in Rücksicht, sondern ging über dieselbe mit der Bemerkung hinweg (pag. 420), »dass diese Behauptung nicht durch eine Thatsache gestützt« werde und weiterhin, »dass hierfür (für den Verschluss des Foramen) doch nicht dieses (das Hohlvenengekröse), sondern das Ligamentum hepato-entericum in Frage kommt«.

Was die Amnioten anbelangt, so geht aus den Arbeiten von RAVN, STOSS, HOCHSTETTER, C. K. HOFFMANN und Anderen bezüglich der Entwicklung des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale hervor, dass die Anlage desselben bei allen untersuchten Formen eine paarige ist und mit geringen Abweichungen bei allen Klassen in den Grundzügen übereinstimmt.

RAVN (6) beschreibt die Bildung dieser Gekrösplatte in ausführlicher Weise bei Kaninchenembryonen von 9—12 Tagen in beiläufig folgender Weise: An jeder Seite des Vorderdarmes bildet sich im Bereiche der Recessus parietales dorsales, die die dorsale Kommunikation zwischen Perikardial- und Pleuroperitonealhöhle herstellen, in der Splanchnopleura eine Mesodermverdickung, die der Lungenanlage entspricht und in caudaler Richtung in eine Leiste übergeht, die sich allmählich dorsal zur Anwachsungsstelle des dorsalen Mesenteriums an der Cölomwand hinüberzieht, die Plica venae cavae. Diese Bildung ist rechts bedeutender entwickelt als links. Der rechte Lungenflügel tritt alsbald mit einer ihm gegenüber an der Dorsalfläche des Sinus venosus entstehenden Leiste in Verbindung, wodurch eine cranial blind endigende Bucht vom übrigen Cölom abgeschieden wird; zu dieser Zeit ist links von einer ähnlichen Bucht nichts zu sehen, sondern erst bei einem 11tägigen Embryo kommt eine solche auch links in sehr kurzer Ausdehnung zur Beobachtung.

Durch die caudalwärts fortschreitende Verwachsung der ventralen Leiste und der als Fortsetzung des Lungenflügels gedeuteten Plica venae cavae spannt sich die Platte schließlich auch zwischen Leber

und hinterer Cöломwand aus, so dass auch der von diesen Gebilden und dem Darne begrenzte Blindkanal an caudaler Ausdehnung gewinnt und dann leicht als *Recessus superior sacci omenti* zu erkennen ist, dessen Zugang vom übrigen Cölom aus caudal von der Verwachsungsgrenze der beiden genannten Leisten liegt und dem Foramen hepato-entericum entspricht. Links ist die Bildung des analogen Blindkanales nicht weiter vorgeschritten, ja bei Embryonen von mehr als 11 Tagen sogar wieder vollkommen zurückgebildet. Das blinde Ende des *Recessus* liegt etwas mehr caudal und dorsal als der Lungenhilus.

Damit ist die Beziehung der in Rede stehenden rechtsseitigen Gekrösplatte zum Foramen hepato-entericum als dessen craniale Begrenzung hinlänglich gekennzeichnet. Auf ganz demselben Standpunkt stehen HOCHSTETTER (16) und STOSS (19). Ersterer berichtigt RAVN's Angaben nur dahin, dass dem Lungenflügel und dessen Fortsetzung vom *Saccus reuniens* aus keine Falte entgegenwachse, sondern dass sich jener allein durch seine zunehmende Höhe direkt mit dem *Sinus venosus* verbinde. STOSS bezeichnet den *Recessus superior sacci omenti* als *Recessus pleuro-peritonealis*; er hebt gleichzeitig hervor, dass die Verdickungen im Mesoderm zunächst nicht als Lungenflügel zu deuten sind, sondern dass die Lungen erst später in sie hineinwachsen und in ihnen zur weiteren Entwicklung gelangen. Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Kaninchenembryonen fand HOCHSTETTER bei der Untersuchung der betreffenden Theile am Hühnchen; jedoch mit dem Unterschiede, dass die Gekrösplatte auch links eine bedeutendere Ausdehnung erlangt, ja sogar mit der Leber in Verbindung tritt. Die primitiven Lungenschläuche sind in die beiden Platten hineingewachsen, wobei es zu einer beträchtlichen Verdickung des sie umgebenden Gewebes gekommen ist.

Über die Verhältnisse bei *Lacerta* theilt HOCHSTETTER mit, dass sich die erste Anlage des Hohlvenengekröses ganz ähnlich wie bei den anderen Amnioten entwickle, dass sich dasselbe bei der erwachsenen *Lacerta viridis*, und dies wird auch von RAVN (7) bestätigt, in das Gekröse des Hodens resp. Ovariums fortsetze und dass ihm die rechte Lunge anhafte, während die linke Lunge ein selbständiges Gekröse besitzt, welches an der Wurzel des dorsalen Darmgekröses haftet. Auch diese Angabe wird von RAVN bestätigt; er findet in diesem *Ligamentum pulmonale* ein Homologon zu der entsprechenden Gekrösplatte der rechten Seite und beschreibt, dass dasselbe an der ventralen Lungenfläche eine Fortsetzung findet, die die Lunge mit

der ventralen Leibeswand verbindet; zum Unterschiede von dem Gekröse der rechten Seite, das mit der Leber in Verbindung steht und außerdem in seinem ventralen Antheile caudalwärts bedeutend weiter entwickelt ist als der entsprechende Antheil der links befindlichen Gekrösplatte. Der zwischen Hohlvenengekröse, Leber, ventralem und dorsalem Magengekröse gelegene Raum entspricht dem Vorraum des Netzbeutels bei Säugerembryonen, und jene weite Kommunikationsöffnung zwischen freiem Rande des Hohlvenengekröses, Leber, freiem Rand des ventralen Magengekröses und dem dorsalen Darmgekröse mit der übrigen Bauchhöhle entspricht dem Foramen hepato-entericum. Detaillirte, im Wesentlichen aber übereinstimmende Angaben macht HOFFMANN über die Entstehung des Hohlvenengekröses bei *Lacerta* (8).

Die Ontogenese der Mesenterialbildungen bei Säugern und Säuropsiden liefert somit keinerlei Anhaltspunkte für die Annahme, dass das Foramen hepato-entericum als eine sekundäre Perforationsöffnung entstehe, vielmehr lässt sich leicht erkennen, dass die Bildung dieser Öffnung sowie der Bursa hepato-enterica von der Entwicklung des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale abhängt und dass der freie Rand dieser Gekrösplatte, wie die betreffenden Autoren übereinstimmend angeben, stets die craniale Begrenzung des Foramen hepato-entericum bilde. Es erscheint daher auch begreiflich, dass von den Autoren, die die Entwicklung des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale nur bei Amnioten untersuchten, keiner daran dachte, die primäre Natur des Foramen hepato-entericum besonders hervorzuheben. Nur HOCHSTETTER, der auch die Verhältnisse bei Amphibien berücksichtigte, konnte ausdrücklich hervorheben, dass wir es im Foramen hepato-entericum nicht mit einer sekundären Bildung zu thun haben. Da jedoch seine diesbezüglichen Angaben von Seiten KLAATSCH's keine Berücksichtigung fanden und andererseits eingehendere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen der Gekrösbildungen bei Amphibien im Allgemeinen und des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale im Besonderen nicht vorliegen, gab mir Herr Professor HOCHSTETTER die Anregung zu vorliegender Arbeit, in der ich hauptsächlich auf die Ausführung der drei Eingangs erwähnten Punkte Rücksicht nahm.

Ehe ich die Arbeit definitiv abgeschlossen hatte, kam mir ein Aufsatz von ALBERT BRACHET (28) zu, in dem der Autor den zuletzt berührten Punkt zum Gegenstande einer Untersuchung an Axolotl-embryonen gemacht hatte. Bezüglich des Verschlusses des Foramen



hepato-entericum stimmen die Resultate, zu denen ihn seine Untersuchungen führten, wohl ziemlich mit den von mir gefundenen That-sachen überein; bezüglich vieler anderer Punkte weichen die von ihm erhobenen Befunde so sehr von den thatsächlichen Verhältnissen ab, dass ich deren Besprechung erst auf Grund meiner Beschreibungen unternehmen kann.

Die diesbezüglichen Untersuchungen stellte ich an Querschnittserien von *Triton alpestris* und *cristatus*, sowie von *Siredon pisciformis* an, die jedoch nur über die Verhältnisse bei älteren Entwicklungsstadien sichere Aufschlüsse zu geben vermochten, während bei jüngeren Stadien wegen der in den Zellen reichlich abgelagerten Dotterplättchen und der sich daraus ergebenden Schwierigkeit der Sonderung einzelner Gekrösplatten von einander und von den anliegenden Organen, sichere Resultate nicht zu erzielen waren. Viel geeigneter für derartige Untersuchungen erwiesen sich Embryonen von *Salamandra atra* und *maculata*; Querschnittserien von solchen wurden mir von Herrn Prof. HOCHSTETTER in größerer Zahl gütigst zur Verfügung gestellt. Die meiner Arbeit beigelegten Abbildungen sind auch nach einzelnen Schnitten dieser Präparate angefertigt worden.

Der jüngste Embryo von *Salamandra maculata* (Fig. 1 und 2) zeigt bezüglich seines Darmkanales noch relativ einfache Verhältnisse. Der Schlunddarm besitzt ventral eine seichte rinnenförmige Ausbuchtung, die der Trachealanlage entspricht; die Vorder-Mitteldarmschlinge ist durch eine leichte Krümmung des Darmrohres nach links angedeutet. Die Leber steht durch den noch außerordentlich breiten Leberstiel mit dem Darm in Verbindung.

Der Schnitt der Fig. 1 trifft den Darm (*D*) caudal von der Trachealanlage; ventral vom Darm befindet sich der Querschnitt durch den Sinus venosus (*S.v.*), der mit dem Darm durch eine breite Zellbrücke, den Durchschnitt durch die Fortsetzung des Mesocardium posterius in caudaler Richtung, in Verbindung steht. Der Querschnitt ventral vom Sinus venosus ist die Leber (*H*), und die dieses Organ mit dem Sinus venosus verbindende Zellbrücke der Durchschnitt durch das ventrale Darmgekröse (*L.h.e.*), und zwar des Theiles, den KLAATSCH als Ligamentum hepato-entericum bezeichnet. Ob die Leber ventral mit der vorderen Cölomwand in thatsächlicher Verbindung steht, ob also ein Mesohepaticum anterius bei diesem Stadium noch vorhanden ist, oder ob sie der Leibeswand nur sehr dicht angelagert ist, ließ sich bei diesem Embryo mit Sicherheit eben so



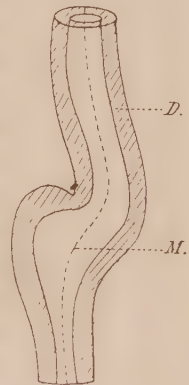
wenig als bei allen anderen nahezu gleichaltrigen entscheiden. Der Darm selbst steht in breiter Verbindung mit der hinteren Leibeshöhle (ein typisches dorsales Darmgekröse ist somit in dieser Höhe nicht nachweisbar). Von dem Mesodermüberzug des Darmes entspringt rechterseits ein durchwegs nur aus zwei Zellreihen bestehender Strang (*L.h.c.p.*), der, um die rechte Peripherie des Darmes ziehend, mit dem mesodermalen Überzug des Sinus venosus in Verbindung tritt; zwischen ihm und dem Darm besteht ein kapillarer, kaum sichtbarer Spalt. Der zweischichtige Zellstrang entspricht dem Querschnitt durch eine Mesenterialplatte, in der wir, wenn wir uns an die bei Amnioten gewonnenen Befunde erinnern, unschwer den cranialen Theil der ersten Anlage des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale erkennen. Der zwischen ihm und dem Darm befindliche Spalt ist der Querschnitt durch einen von der Leibeshöhle abgesackten Theil der Leibeshöhle, der dem Recessus pleuro-peritonealis (Stoss) und der Bursa hepato-enterica (KLAATSCH) entspricht. Linkerseits ist als Rest einer der rechten analogen Platte eine von der Mitte des Splanchnopleuraüberzuges des Darmes ausgehende Zellanhäufung (*L.h.p.*) zu sehen, die einer am Darm in caudaler Richtung auslaufenden Falte als Fortsetzung der Platte entspricht. Diese Falte begrenzt mit dem Sinus venosus und dem Darm eine Bucht, die mit der Leibeshöhle in weiter Kommunikation steht.

Ein Schnitt weiter cranial (Fig. 2) (die Dicke jedes Schnittes beträgt  $15\ \mu$ ) zeigt rechterseits dieselben Verhältnisse wie auf Fig. 1; links ist jedoch, ausgehend von der Stelle, an welcher sich an dem früheren Schnitte die oben erwähnte Zellanhäufung fand, eine aus einer doppelten Reihe von Zellen gebildete Verbindung zwischen Darm und Sinus venosus (*L.h.p.*) nachzuweisen, die einen ähnlichen Spaltraum, wie er auch rechts gefunden wurde, abschließt. Dieser Spaltraum kommuniziert caudalwärts, wie aus der Abbildung Fig. 1 ersichtlich ist, durch eine Öffnung mit der übrigen Leibeshöhle. Es besteht demnach in diesem Entwicklungsstadium auch links eine dem Ligamentum hepato-cavo-pulmonale der rechten Seite analoge Gekrösplatte, die fernerhin Ligamentum hepato-pulmonale genannt werden soll. Je weiter cranial geführte Schnitte man nun betrachtet, desto weniger weit springt der Darm in das Cölom vor und desto näher rücken daher auch die dorsalen Insertionsstellen des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale der Mittellinie, indem sie sich am ventralen Umfange des Darmes gegen einander und gegen die Mittellinie hin verschieben. Dabei nehmen sie, entsprechend der

sich verkürzenden Entfernung zwischen den dorsalen Insertionsstellen und dem Sinus venosus, rasch an Höhe ab, bis sie selbst sowie die von ihnen abgesackten Cölomabschnitte aus dem Querschnittsbilde verschwinden, was für die rechte Platte sechs, für die linke vier Schnitte cranialwärts vom Schnitt der Fig. 1 erfolgt. Rechterseits erreicht die Platte in caudaler Richtung noch den Ductus Cuvieri und endigt hier alsbald mit einem freien konkaven Rande, dessen dorsale Hälfte in Form einer Falte verlängert ist; diese Falte entspricht der »Plica venae cavae« (RAVN) der Amnioten. Somit kommuniziert caudal von diesem freien Rande des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale der Recessus mit dem übrigen Cölom durch eine Öffnung, die dem Foramen hepato-entericum entspricht und deren craniale Begrenzung eben durch den freien Rand des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale gebildet wird.

Ein etwas weiter fortgeschrittenes Entwicklungsstadium der uns hier interessierenden Gekröse zeigt ein Embryo von *Salamandra atra*<sup>1</sup>. Der Leberstiel hat sich verschmälert und gestreckt, so dass er jetzt nahezu parallel mit der Längsachse des Leibes in caudaler und etwas ventraler Richtung verläuft; die Krümmung der Vorder-Mitteldarmschlinge hat bedeutend zugenommen: Ein Querschnitt in der Magengegend (Textfig. 1) trifft auch schon die Kuppe der Duodenalschlinge, und zwar nur deren Wand, während ihr Lumen durch den Schnitt noch nicht eröffnet wird; eben so wenig wird das dorsale Darmgekröse an mehr als einer Stelle durch den Schnitt getroffen, weil es der Krümmung des Darmes noch nicht so weit gefolgt ist. Auf die Kuppe der Duodenalschlinge läuft der Ductus choledochus aus; das caudale Ende der Leber selbst stößt mit diesem Abschnitte des Darmes unmittelbar zusammen. Das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale ist mit der Leber in Verbindung getreten und erstreckt sich ein Stück weit auf dem rechten dorsalen Rand derselben caudalwärts; es beherbergt in ziemlich großer Ausdehnung die rechte Lunge

Fig. 1.



<sup>1</sup> Da die Verhältnisse bei *Salamandra maculata* sich im Wesentlichen vollkommen mit denen bei *Salamandra atra* decken und mir eine fast lückenlose Aufeinanderfolge der Stadien von letzterer Form zu Gebote stand, während dies mit Rücksicht auf *Salamandra maculata* nicht der Fall war, so habe ich der weiteren Beschreibung die Schnittserien von *Salamandra atra* zu Grunde gelegt.

und endigt in der Höhe des am weitesten cranial gelegenen Vornierentrichters mit freiem Rande; das Ligamentum hepato-pulmonale endigt an der dorsalen Wand des Ductus Cuvieri sinister; sein Verhalten zur Lunge stimmt mit dem der rechten Seite überein. Die Lungen sind nämlich im Laufe ihrer Entwicklung in die genannten Gekrösplatten hinein- und in ihnen in caudaler Richtung weitergewachsen. Die näheren Umstände dieses Vorganges konnte ich wegen Mangels an geeigneten Zwischenstadien nicht verfolgen.

Die in älteren Stadien erfolgende Trennung der Perikardialhöhle von der Pleuro-Peritonealhöhle ist schon jetzt durch die an die seitliche Leibeswand tretenden mächtigen Ductus Cuvieri vorbereitet; dorsal und ventral von den Ductus Cuvieri bestehen weite Kommunikationsgänge, von denen der dorsale durch das ventrale Darmgekröse, und zwar durch den als Ligamentum hepato-entericum bezeichneten Antheil, in zwei Hälften geschieden ist. Diese Gänge erfahren durch die Ligamenta hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale und die in diesen eingelagerten Lungen gegen die seitliche Cölomwand eine immer mehr zunehmende Verengerung; der ventrale Kommunikationsgang ist in diesem Stadium höchstens noch an einer Stelle, bezüglich der eine sichere Entscheidung nicht zu fällen ist, durch ein Mesohepaticum anterius in zwei Theile getheilt; ich besitze jedoch Präparate, an denen ein solches Gekröse bestimmt nirgends mehr vorhanden ist.

Der Schnitt auf Fig. 3 ist aus der Gegend der Vordermitteldarmschlinge genommen. Der Darmquerschnitt (*D*) besitzt eine nierenförmige Gestalt; die Form des Querschnittes entspricht einer Lageveränderung des Darmes von der Mittellinie und dorsal nach links und ventral, wie sie durch die Bildung der Vordermitteldarmschlinge bedingt ist. Die mesodermale Bekleidung des Darmes sowie das Darmepithel selbst bestehen aus mehreren Zellschichten. Rechts vom Darne findet sich ein Zellenkomplex, dessen Elemente verschiedenen Bildungen angehören. Das kreisförmige Lumen in der Mitte ist der Querschnitt durch den Ductus choledochus (*D.ch*), zwischen diesem und dem Darm lässt sich eine kleine Gruppe von Zellen (*Pr*) isoliren, die, bei Vergleichung der weiter cranial geführten Schnitte mit dem unserer Figur, als ventrales Pankreas zu erkennen ist; ganz dorsal liegt der Querschnitt der Vena portae (*Vp*). Ob die nach rechts vom Ductus choledochus liegende Zellgruppe schon dem Darm oder noch der Leber angehört, lässt sich bei dem unmittelbaren Anschluss der beiden Organe an einander und bei der



unvollkommenen Differenzirung der einzelnen Gewebelemente von einander nicht sicher entscheiden; nach der Konfiguration derselben könnte man glauben, es schon mit der Wand der Duodenalschlinge zu thun zu haben. Jedenfalls geht dieser Zellenkomplex weiter caudal ohne Unterbrechung in die Wand der Duodenalschlinge über. Die ganze Gruppe dieser Querschnittsbilder steht mit dem Darmquerschnitt durch eine Zellbrücke in Verbindung, die dem Theil des Ligamentum hepato-entericum angehört, der in der Konkavität der Vordermitteldarmschlinge ausgespannt ist; von einer Fortsetzung des Ligamentum hepato-entericum in caudaler Richtung über den Ductus choledochus hinaus ist keine Spur zu sehen.

Das nächste Stadium von *Salamandra atra*, dessen Beschreibung nun folgt, ist schon bedeutend älter. Die Dotterplättchen sind fast ganz aus den Geweben geschwunden. Die Trennung der Perikardial- von der Pleuro-Peritonealhöhle ist auch hier noch nicht erfolgt, wenn auch die dorsalen Kommunikationsgänge schon um Vieles enger geworden sind. Das Darmrohr hat am Anfangstheil des Magens einen fast kreisrunden Querschnitt, der in caudaler Richtung allmählich in die Form einer Ellipse mit immer mehr zunehmender Excentricität übergeht. Die Krümmung der Vordermitteldarmschlinge hat neuerlich bedeutend zugenommen. Durch die Wendung des Magendarmes nach links und vorn wird auch die Leber, deren Querdurchmesser sich bisher in frontaler Richtung erstreckte, aus dieser Stellung in eine schräge verdrängt, so dass in dieser Gegend ihr Querdurchmesser von rechts hinten nach links vorn verläuft.

Der Schnitt der Fig. 4 aus der Serie dieses älteren Embryo entstammt einer Stelle, die höher gelegen ist als die der Fig. 3 des jüngeren Embryo. Das Darmlumen (*D*) hat hier seine regelmäßige Querschnittsform verloren und erscheint etwas verzerrt als Ausdruck der hier eben beginnenden Magenkrümmung. Der vom ventralen Theil seines Umfanges nach vorn zur Leber (*H*) ziehende Zellstrang ist der Querschnitt durch das Ligamentum hepato-entericum (*L.h.e*). Die Leber selbst ist von zahlreichen Blutgefäßen durchzogen. Der Querschnitt durch den Ductus Cuvieri dexter (*D.C*) erstreckt sich von der Leber bis zur lateralen Leibeswand, indem dieser Blutleiter quer durch die Leibeshöhle zieht. Da die Leber fest an dem Ductus Cuvieri haftet, so dass sie in die Bildung seiner caudal gerichteten Wand einbezogen ist, muss sie selbst auch mit der lateralen Leibeswand verwachsen sein; ein Verhältnis, das sich schon bei sehr jungen Entwicklungsstadien beobachten lässt. Die weiteren Konsequenzen



dieses Verhaltens werden später einer eingehenden Besprechung gewürdigt werden. Eine ventrale Verbindung der Leber mit der ventralen Leibeswand im Sinne eines Mesohepaticum anterius besteht nicht mehr, während andererseits das Ligamentum suspensorium hepatis noch nicht gebildet ist. Links und rechts von der Ansatzstelle des dorsalen Darmgekröses an der dorsalen Leibeswand ziehen zwei Zellstränge zur rechten beziehungsweise linken Leberkante (*L.h.c.p* und *L.h.p*); innerhalb derselben finden sich die Querschnitte durch die beiden Lungensäcke. Diese Zellstränge stellen ohne Zweifel die Querschnitte durch die Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale dar. Der Umstand, dass die beiden Mesenterialplatten, dort wo sie die Lungen beherbergen, zwei- bis dreischichtig sind, während sie beim erstbeschriebenen Stadium nur zweischichtig waren, sowie ferner die Anwesenheit von zahlreichen Karyomitosen legen den Gedanken nahe, dass sich die hier wuchernden Zellen der beiden Gekrösplatten an dem Aufbau des mesodermalen Lungenantheils direkt betheiligen. Die beiden von den beschriebenen Gekrösplatten abgeschlossenen Spalträume entsprechen den Recessus pleuro-peritoneales (Stoss), von denen der rechte mit der Bursa hepato-enterica (KLAATSCH) identisch ist.

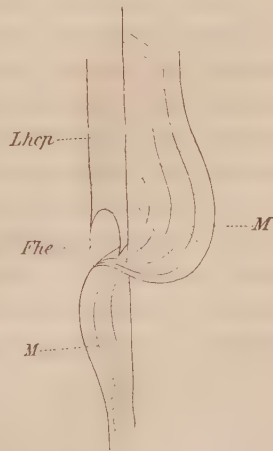
An einem der nächsten mehr caudal gelegenen Schnitte ist das Darmlumen noch mehr nach links und vorn verlagert; das Ligamentum hepato-pulmonale reicht dann nur mehr von der dorsalen Leibeswand bis zur Lunge, während der zwischen Lunge und Leber gelegene Theil durch diesen Schnitt nicht mehr getroffen wird; es hat somit die ventrale Hälfte des Ligamentum hepato-pulmonale unter der Einwirkung der Krümmung des Darmes nach links eine Behinderung seines Wachstums erfahren, so dass der nun noch erhaltene Theil nur mehr als Ligamentum pulmonale bis zum caudalen Ende der Leber zu verfolgen ist.

Auf dem Schnitte der Fig. 6 hat der Darmquerschnitt (*D*) wieder eine annähernd kreisrunde Form erlangt; die zahlreichen schräg getroffenen Zellschichten des mesodermalen Überzuges des Darmquerschnittes an seiner rechten Cirkumferenz lassen jedoch erkennen, dass die Krümmung ihren Höhepunkt noch nicht erreicht hat. Vom Darmquerschnitt aus zieht ein dicker Strang, der Querschnitt, durch das Ligamentum hepato-entericum (*L.h.e*) zur Leber (*H*). Im Querschnittsbilde der Leber finden sich die Gallenblase (*Cf*), der Ductus hepaticus (*D.h*) und die Vena portae getroffen. Die Leber zeigt hier deutlich die oben erwähnte schräge Stellung ihres Querdurchmessers.

An der Stelle, an welcher bei den weiter cranialwärts gelegenen Schnitten das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale getroffen ist, findet sich eine Kommunikationsöffnung zwischen Bursa hepato-enterica und dem übrigen Cölom; sie wird von hinten her durch eine Zellanhäufung eingeengt, die dem dorsalen Mesenterium nahe seinem Ansatz an der hinteren Leibeswand aufsitzt. Dieser Zellhaufen entspricht dem Querschnitte einer Falte, die vom freien Rande des cranialwärts vom Schnitte der Fig. 5 endigenden Ligamentum hepato-cavo-pulmonale caudalwärts ausläuft und als *Plica venae cavae* (RAVN) bezeichnet werden kann (eben so wie bei dem pag. 267 beschriebenen jüngeren Stadium). In der Kommunikationsöffnung selbst aber erkennen wir jene Öffnung, welche dem Foramen hepato-entericum des ausgebildeten Zustandes anderer Formen entspricht; dieses ist somit in cranialer Richtung durch den freien Rand des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale begrenzt.

Vier Schnitte weiter caudalwärts (Fig. 5) liegt der Darmquerschnitt (*D*) ganz in der linken Cölomhälfte. Von seiner ventralen Umgrenzung zieht ein Zellstrang, der Querschnitt durch das Ligamentum hepato-entericum, zur dorsalen, etwas nach links gewendeten Leberfläche. Der Querschnitt der Leber (*H*) hat an Ausdehnung bedeutend abgenommen; in ihm erkennt man die Gallenblase (*Cf*), dorsal davon den Ductus hepaticus, der durch den Ductus cysticus mit der Gallenblase in Verbindung steht; zwischen dem Ductus cysticus und dem Darm liegt die mit Blutzellen gefüllte Vena portae (*V.p*); alle diese Theile sind im Querschnitt gesehen. Von dem rechten etwas dorsalwärts verschobenen Leberrande zieht eine mächtige, durch die Form und Anordnung ihrer zelligen Elemente individualisirte Zellmasse (*Prd*) zum dorsalen Mesenterium des Darmes. Sie verläuft in derselben Richtung, die auch das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale in seinem caudalen Antheile inne hatte. Diese Zellmasse stellt den Theil des dorsalen Darmgekröses dar, der der äußersten Kuppe des Duodenums angehört; es ist an dieser Stelle ganz von Gewebe des dorsalen Pankreas erfüllt und daher so weit cranial

Fig. 2.



gegen die Leber und den freien Rand des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale hinaufgedrängt<sup>1</sup>.

Fig. 7 stellt einen Querschnitt dar, der acht Schnitte caudal von dem der Fig. 5 gelegen ist; er stammt demnach aus der Gegend des caudalsten Theiles der Vordermitteldarmschlinge. Die äußeren concentrischen Zellschichten der Splanchnopleura an dem links gelegenen Darmquerschnitte zeigen an, dass die Krümmung der Magendarmschlinge wieder gegen die Medianlinie zurückkehrt. Rechts im Cölom sieht man den Querschnitt durch die Duodenalschlinge (*Duod*), deren Scheitel durch den Schnitt abgekappt ist; in ihrer Wand ist der Ductus choledochus (*D.ch*) an seiner Einmündungsstelle eingeschlossen. Der dicht geschichtete Zellenkomplex zwischen Ductus choledochus und absteigendem Schenkel der Magendarmschlinge ist der Querschnitt durch den letzten Rest des zwischen den beiden Schenkeln ausgespannten Theiles des Ligamentum hepato-entericum; ventralwärts und links davon findet sich noch Lebersubstanz *H*<sup>1</sup>. Das dorsale Mesenterium der Darmschlinge ist, seiner queren Lage entsprechend, der Fläche nach vom Schnitte getroffen (vgl. Textfigur 2) und beherbergt einen großen Theil des dorsalen Pankreas (*Prd*); diese dorsal von den Darmquerschnitten gelegene Platte bildet die caudale Begrenzung der Bursa hepato-enterica.

Die Schlüsse, die sich aus den vorausgeschickten Beschreibungen ziehen lassen, sind folgende:

Der Darm ist in seinem ganzen Verlaufe, sobald er caudal vom Ösophagus frei ins Cölom hineinragt, durch ein bei diesen jungen Entwicklungsstadien noch kontinuierliches dorsales Darmgekröse an der dorsalen Leibeswand befestigt. Eine Dehiscenz an der von KLAATSCH beschriebenen Stelle tritt erst bei älteren Stadien auf, deren Foramen hepato-entericum schon zum Verschluss gelangt ist<sup>2</sup>. Schon bei sehr jungen Embryonen kommt es zur Anlage der Vordermitteldarmschlinge, die dann im Laufe der Entwicklung an Ausdehnung immer mehr zunimmt, bis sie endlich die bedeutenden Dimensionen erreicht, die wir an erwachsenen Formen beobachten.

<sup>1</sup> Die Vergleichung des vorstehenden Schemas wird das Verständnis der uns hier interessirenden Gekrösverhältnisse im Allgemeinen und insbesondere die Beziehung des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale zum Mesoduodenum, wie sie für dieses Entwicklungsstadium geschildert wurde, wesentlich erleichtern. Es sind nur die betreffenden Gekröstheile dargestellt.

<sup>2</sup> Bei Axolotl findet sich diese Perforation, wie auch BRACHET gesehen hat, schon früher, so lange ein Foramen hepato-entericum noch besteht, während Tritonen in dieser Beziehung eher mit Salamandrinen übereinstimmen.



Das ventrale Darmgekröse ist durch die Leber in zwei Theile geschieden: das Mesohepaticum anterius und das Ligamentum hepato-entericum (Mesohepaticum posterius). Die Ausdehnung und Form des ersteren ist bei sehr jungen Embryonen nicht festzustellen, seine Anwesenheit jedoch mit Sicherheit vorauszusetzen, während es bei älteren Formen ganz oder nur theilweise (?) verschwindet und ein ähnliches Gekröse im Sinne eines Ligamentum suspensorium hepatis erst sekundär wieder gebildet wird (vgl. das Folgende, pag. 279). Das Ligamentum hepato-entericum, das sich zwischen dorsaler Leberfläche und ventraler Darmwand ausspannt, geht cranialwärts in das Mesocardium posterius über und reicht caudalwärts bis zum Ductus choledochus, aber niemals über diesen hinaus: als seine caudale Grenze ist demnach der Ductus choledochus unbedingt festzuhalten.

Die erste Anlage der Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale erfolgt schon zu sehr früher Zeit, offenbar in einer ganz ähnlichen Weise, wie dies von den Autoren für die Amnioten beschrieben ist. Zu diesem Schlusse berechtigt wohl vollauf der Befund an dem jüngsten oben beschriebenen Stadium. Es bildet sich wahrscheinlich<sup>1</sup> links und rechts in der mesodermalen Bekleidung des Darmes weit cranialwärts von dem Ductus Cuvieri eine Verdickung in Form einer Falte, die durch zunehmendes Höhenwachsthum mit der dorsalen Fläche des Sinus venosus in Verbindung tritt und dadurch in Form einer Mesenterialplatte je einen Hohlraum zwischen sich und dem Darm vom übrigen Cölom abscheidet. Diese beiden Mesenterialplatten unterscheiden sich von den analogen Gebilden bei amnioten Wirbelthieren dadurch, dass sich an ihrem Aufbau nur eine doppelte Schicht Cölomepithel ohne dazwischengelagerte Membrana propria betheiligt, während bei letzteren auch nicht differenzirtes Mesodermgewebe in die Plattenbildung mit einbegriffen ist. Dieses Verhältnis zeigen bei älteren Embryonen fast alle Mesenterien, indem sie aus einer einfachen Kette von Cölomepithelzellen bestehen, die alternirend der einen und der anderen Cölomplatte angehören.

Ein weiterer Unterschied in der Bildung der beiden Ligamente

---

<sup>1</sup> In den letzten Tagen zeigte mir Herr Prof. HOCHSTETTER eine frisch angefertigte Querschnittsserie eines 6 mm langen Embryo von *Salamandra atra*, der thatsächlich rechterseits nur eine ganz geringe Verdickung des Mesoderms an der erwähnten Stelle besitzt, ohne dass sonst eine Spur des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale zu sehen wäre.



besteht in Übereinstimmung mit *Lacerta* gegenüber anderen Amnioten darin, dass sich auch linkerseits das Ligamentum hepato-pulmonale sehr weit ausbildet, wenn auch seine Entwicklung langsamer erfolgt als rechts, und dass es selbst bei erwachsenen Formen in relativ größerer Ausdehnung erhalten bleibt.

Dass das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale der Amphibien nicht ohne Weiteres mit dem dorsalen Lebergekröse bei Ammonoiten zu identificiren ist, wie GOETTE es gethan hat, geht aus den topographischen Beziehungen dieser Gekrösplatte zu den benachbarten Organen hervor. Während sich nach GOETTE bei *Petromyzon*-Embryonen das dorsale Lebergekröse caudalwärts in der Fortsetzung der sogenannten Parietalgekröse und von denselben ausgehend entwickelt, findet sich die Anlage des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale bei Amphibien weit cranialwärts von jener durch den Ductus Cuvieri gebildeten Verbindungsbrücke zwischen ventralem Gekröse (Leber) und lateraler Leibeswand, und tritt erst später im Laufe seines Wachstums mit dem Ductus Cuvieri in Verbindung.

Die beiden Lungenanlagen, die sich inzwischen gebildet haben, finden sich in den Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale eingeschlossen, indem sie deren Epithelblätter aus einander drängen; diese beginnen, wie oben geschildert wurde, durch energische Zellwucherung die epithelialen Lungensäcke mit einer Mesodermhülle zu umgeben, so dass eine principielle Unterscheidung zwischen mesodermaler Lungenanlage und den beiden Mesodermplatten, wie sie STROSS bei Säugern konsequent durchgeführt wissen will, bei Amphibien keine Anwendung finden kann. Mit dem fortgesetzten Wachstum der beiden Gekrösplatten in caudaler Richtung hält die Entwicklung der Lungensäcke ziemlich gleichen Schritt.

Bis in die Gegend der Magenkrümmung geht die Ausbildung des Ligamentum hepato-pulmonale zwar langsamer als rechts, jedoch ganz gleichmäßig vor sich; der Umstand, dass der breite Fundustheil des Magens sich weit in die linke Cölomhälfte vordrängt, hemmt das weitere Wachstum des Ligamentum hepato-pulmonale in dem Theile, der zwischen Lunge und Leber ausgespannt ist, so dass von da an nur mehr der zwischen dorsaler Leibeswand und Lunge gelegene Theil als Ligamentum pulmonale erhalten bleibt. Der ventrale zwischen Leber und Lunge gelegene Theil des Gekröses erfährt späterhin noch eine weitergehende Rückbildung, so dass bei erwachsenen Exemplaren nur mehr ein relativ kleines Stück (Fig. 8 (*L.h.p.*)) erhalten bleibt, das nicht einmal mehr mit der Leber in

Verbindung steht<sup>1</sup>. Der linke Recessus pleuro-peritonealis (Stross) hat demnach eine nur geringe Ausdehnung in caudaler Richtung und steht mit dem übrigen Cölon zeitlebens in weiter Kommunikation. Rechterseits erreicht bei den der Beschreibung zu Grunde gelegten Stadien auch das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale etwas cranialwärts vom Scheitel der Duodenalschlinge ein vorläufiges Ende mit caudalwärts konkavem freien Rande, der dorsalwärts in eine Falte, die Plica venae cavae (RAVN), ausläuft. Weiter caudalwärts verläuft gegenüber und parallel mit dem freien Rande des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale der Theil des dorsalen Mesenteriums, der der Kuppe der Duodenalschlinge angehört und, ihrer Krümmung entsprechend, zu einer cranialwärts sehenden Kante geknickt ist (vgl. auch Textfigur 2, pag. 271). Zwischen diesen beiden Gebilden erhält sich demnach in diesen Stadien noch eine Kommunikationsöffnung, die dorsal von der Plica venae cavae und ventral von Lebersubstanz begrenzt ist; es ist dies nämlich der Theil der Leber, der den Ductus choledochus umscheidet und mit der Kuppe der Duodenalschlinge in innigster Berührung steht; dadurch wird das Ligamentum hepato-entericum eigentlich von der Begrenzung des Foramen hepato-entericum ausgeschlossen. Im Laufe der Entwicklung nur wenig älterer Embryonen gelangt auch der letzte Rest der Öffnung (beim letztbeschriebenen Embryo erstreckt sie sich nur mehr über drei Schnitte) zum definitiven Verschluss, indem der freie Rand des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale allmählich mit dem ihm caudalwärts gegenüber liegenden Darmgekröse dort, wo es die der Duodenalkrümmung entsprechende Abknickung erfährt (vgl. Textfigur 2), bis zur Leber hin verwächst. Durch diesen Verschluss des Foramen hepato-entericum bildet das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale mit dem dorsalen Darmgekröse, das dem Duodenum angehört, eine kontinuierliche Mesenterialplatte, so dass vorläufig jede Kommunikation zwischen Bursa hepato-enterica und übrigem Cölon aufgehoben ist. Die Grenze zwischen Ligamentum hepato-cavo-pulmonale und Duodenalgekröse ist durch das dorsale Pankreas markirt und auch bei erwachsenen Formen leicht festzuhalten.

Die an zwei anderen von KLAATSCH genau bestimmten Stellen typisch auftretenden Perforationen des dorsalen und ventralen Darm-

<sup>1</sup> Das Maß der Rückbildung dieses ventralen Antheiles schwankt in gewissen Grenzen, ohne dass man jedoch den Theil je vollkommen vermissen würde, wenn auch sein Nachweis nur mit Mühe gelingt.

gekröses stellen allerdings die Kommunikation zwischen Bursa hepato-enterica wieder her, besitzen jedoch nur sekundäre Bedeutung. Den Zeitpunkt, an dem sie bei Salamandra auftreten, konnte ich nicht genau feststellen; keinesfalls fällt er vor den Verschluss des Foramen hepato-entericum.

Auf die Verhältnisse des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale von mir untersuchte Larven von Rana und Pelobates besaßen sämtlich ein noch offenes, durch den freien Rand des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale cranial begrenztes Foramen hepato-entericum, während sich, wie auch KLAATSCH erwähnt, diese Verhältnisse bei erwachsenen Formen äußerst variabel gestalten (vgl. pag. 261 vorliegender Arbeit).

Daraus folgt nun weiterhin, dass also weder auf die Urodelen noch auf die Anuren die Bedingungen Anwendung finden, die KLAATSCH von einem Wirbelthiertypus verlangt, um von ihm aus die Peritonealverhältnisse bei Amnioten zu erklären. Viel eher werden diese Bedingungen von Lacertiliern mit freiem Rande des Ligamentum hepato-cavo-pulmonale und persistirendem Foramen hepato-entericum erfüllt, obwohl KLAATSCH dringend davor warnte, die Verhältnisse für so einfach zu halten als sie scheinen.

Der Grund, warum gerade bei Amphibien der Verschluss des Foramen hepato-entericum in der Ordnung der Urodelen immer, bei Batrachiern häufig vorkommt, scheint mir in der bedeutenden und frühzeitigen Entwicklung der Vordermitteldarmschlinge zu liegen, wodurch die Duodenalschlinge und deren Gekröse so weit cranialwärts liegt, dass das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale leicht mit ihm in Verbindung treten kann.

BRACHET (28) hat zu seinen Untersuchungen über die Entwicklung der uns hier interessirenden Gekrösverhältnisse ausschließlich Embryonen von Axolotl benutzt, die, wie wir oben gesehen haben, ein außerordentlich sprödes Untersuchungsmaterial gerade in Bezug auf die Mesenterialverhältnisse darstellen. Aus diesem Grunde musste BRACHET viel zu alte Stadien heranziehen, um überhaupt Mesenterialplatten von einander und von den ihnen anliegenden Organen abgrenzen zu können.

So führt er die Entstehung der »mésio-lateraux« darauf zurück, dass die Lungen, die ursprünglich der Fläche nach mit dem Darm durch embryonales Bindegewebe verbunden sind, durch eine Einstülpung des Cöloms vom Darme abgedrängt werden. Gleichzeitig spricht er aber auch die Vermuthung aus, dass in dem mesodermalen



Gewebe zwischen Darm und Lungen schon vorher Spalten bestehen mögen, die sich jedoch dem sicheren Nachweise entziehen.

Ganz willkürlich scheint mir ferner, dass BRACHET die Bursa hepato-enterica aus den beiden Recessus pleuro-peritoneales durch das partielle Verschwinden des Mesogastrium entstehen lässt. Diese beiden Cölomabschnitte sind principiell durchaus gleichwerthige Theile und als solche neben einander zu stellen; dass sie durch Perforation des Mesogastrium, das sie von einander scheidet, sekundär in Kommunikation treten, ist für diese Auffassung kein Hindernis. Ganz offenbar unberechtigt ist BRACHET's Betrachtung der Bursa hepato-enterica bei erwachsenen Formen, bei denen man, wie aus Fig. 8 der vorliegenden Arbeit ersichtlich ist, von einem links vom Mesenterium gelegenen Antheil derselben nicht sprechen kann.

Eine weitere Quelle von Irrthümern entspringt für BRACHET aus dem Umstande, dass er die Grenzen der drei am caudalen Ende der Bursa hepato-enterica zu einander in Beziehung tretenden Gekrösplatten nicht genügend präcisirt. Er spricht beispielsweise davon, dass die Vena cava inferior eine Strecke weit im Mesoduodenum verläuft, um zur hinteren Leibeswand zu gelangen. Ferner erwähnt er, dass der Hohlvenenfortsatz der Leber zwischen Ligamentum hepato-entericum und Ligamentum hepato-cavo-pulmonale gelegen sei. Der Lebertheil, der rings um den Ductus choledochus das Ligamentum hepato-entericum begrenzt, ist nicht der Hohlvenenfortsatz, sondern dieser entwickelt sich sekundär lediglich in das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale hinein. Aus demselben Grunde ist die Bemerkung unrichtig, dass das Ligamentum hepato-entericum sich caudalwärts ins Mesoduodenum, dorsalwärts in das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale fortsetzt.

---

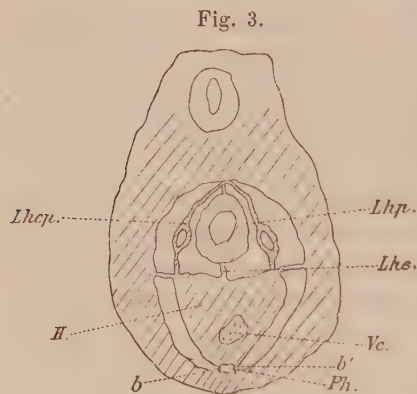
Was nun die beiden anderen in der Einleitung besprochenen Punkte (nämlich die Entwicklung des Ligamentum suspensorium hepatis und die Verhältnisse der Mesenterien am cranialen Ende des Cöloms) anbelangt, berühren dieselben sekundäre Wachstumsveränderungen, die mit dem Abschluss der Perikardialhöhle vom übrigen Cölom Hand in Hand gehen und zum Theil durch die Lageveränderung der Leber in caudaler Richtung bedingt sind.

Über die Trennung der Perikardial- von der Pleuroperitonealhöhle bei Amphibien finden sich in der Litteratur nur spärliche Be-



richte<sup>1</sup>. GOETTE (10) lässt sie dadurch zu Stande kommen, dass in der Höhe des cranialsten Bezirkes der Leber eine cirkuläre Falte im »parietalen Gekröse« sich erhebt und mit Leber und Lunge in Verbindung tritt, so dass craniale Leberfläche und die erwähnte Falte in Verbindung mit Darm und Lungen den Boden der Pericardialhöhle bilden sollen. Dabei geschieht jedoch des Raumes zwischen den bezüglichen Eingeweiden keine Erwähnung, so dass durch diese Zwischenräume noch Kommunikationsgänge zwischen Perikardial- und Pleuroperitonealhöhle bestehen mussten. Dass Leber und Lungen selbst in Folge der Wachstumsverschiebungen schließlich nur mehr einen kleinen Theil des Bodens der Perikardialhöhle bilden, während der an Breite zunehmende ringförmige Theil, der aus dem »parietalen Gekröse« entstanden ist, ihre Stelle einnimmt, hat GOETTE zwar beschrieben, über die folgenden Veränderungen bis zur Fixirung der definitiven Verhältnisse aber keine weiteren Mittheilungen gemacht.

Wie schon bei der Beschreibung des dritten Entwicklungsstadiums (pag. 269) erwähnt wurde, ist die Leber mit ihrer cranial gerichteten Fläche mit der caudalen Wand der Ductus Cuvieri innig verwachsen;



und zwar reicht diese Vereinigung bis zum Eintritt dieser Blutleiter in die laterale Leibeswand, so dass auch die cranialsten seitlichen Antheile der Leber mit der lateralen Leibeswand verschmolzen sind (Fig. 4). Von den beiden Ductus Cuvieri aus schreitet die Verwachsung der Leber mit der lateralen und ventralen Leibeswand (Textfigur 3 *bb'*) in zwei ventral und caudal gerichteten konvergirenden Spirallinien fort, die

sich schließlich in der Mittellinie in einem Punkte treffen; dadurch wird zwischen Leber und Leibeswand ein trichterförmiger Hohlraum abgegrenzt, dessen Öffnung cranialwärts gerichtet ist. In diesem Hohlraum findet sich der Ventrikeltheil des Herzens untergebracht. Durch diesen Vorgang wird die ventral von den Ductus Cuvieri be-

<sup>1</sup> Ganz kurz erwähnt ALB. BLASCHKE (27) (Untersuchungen über Perikard, Herz, Endokard und Perikardialhöhle. Mittheilungen des embryologischen Instituts in Wien. 1885) eine Art des Verschlusses der Perikardialhöhle zu einer Zeit, in der ein solcher gewiss noch nicht erfolgt; im Übrigen sind seine Ausführungen ziemlich unverständlich.

stehende Kommunikation zwischen Perikardial- und Pleuroperitonealhöhle aufgehoben, und zwar zu einer Zeit, in der ein Foramen hepato-entericum gerade noch besteht, wie dies bei dem ältesten oben beschriebenen Embryo (Figg. 4, 5, 6, 7) der Fall ist. Der Boden der ventralen Hälfte der Perikardialhöhle wird in diesem Stadium somit durch den ventral und etwas cranial gerichteten Oberflächenantheil der Leber gebildet. RAVN (6) bezeichnet bei höheren Wirbelthieren diesen Theil der Scheidewand zwischen Perikardial- und Pleuroperitonealhöhle als ventralen Theil des primären Diaphragma, eine Bezeichnung, die auch bei Amphibien unbedenklich angewendet werden kann.

Der Umstand, dass sich diese beiden oben beschriebenen linearen Verwachsungen in der Mittellinie vereinigen, ist nun von Bedeutung für die Entstehung des Ligamentum suspensorium hepatis. Von dem Vereinigungspunkte der beiden Linien, längs derer also die Leber mit der ventralen Leibeswand in Verbindung steht, gewinnt die Anheftung der Leber an die ventrale Leibeswand immer größere Ausdehnung in caudaler Richtung, bis endlich die Verwachsung ein Ende findet, sobald sie die gewöhnliche Ausdehnung des Ligamentum suspensorium hepatis erreicht hat.

Wenn es nun schon von vorn herein aus den positiven Befunden an zahlreichen Schnittserien unwahrscheinlich sein musste, dass überhaupt ein Theil des Mesohepaticum anterius erhalten bleibt, so gewinnt diese Voraussetzung durch den Entwicklungsmodus des Ligamentum suspensorium hepatis eine wesentliche Stütze. Denn ein etwaiger Rest des Mesohepaticum anterius könnte nur dann zum Aufbau des Ligamentum suspensorium hepatis mit verwendet werden, wenn es erst caudalwärts von dem Vereinigungspunkte der beiden Verwachsungslinien zwischen Leber und Leibeswand erhalten bliebe; und gerade in dieser Gegend lässt sich der Mangel eines solchen Restes des Mesohepaticum mit voller Bestimmtheit nachweisen.

Aus diesem Entwicklungsgange des Ligamentum suspensorium hepatis erklärt sich auch das Verhalten der Vena abdominalis. GOETTE (10) und HOCHSTETTER (29) zeigten nämlich, dass die Vena abdominalis in ihrem typischen Verlaufe durch das Ligamentum suspensorium hepatis erst bei relativ alten Embryonen zur Beobachtung kommt, während früher das Blut der Bauchdecken direkt dem Ductus Cuvieri zuströmte, was ganz offenbar seinen Grund darin hat, dass das Ligamentum suspensorium hepatis erst spät zur Entwicklung kommt.

Der vollkommene Abschluss der Perikardialhöhle von der Pleuro-peritonealhöhle nun ist nur mehr abhängig von dem Verschlusse der dorsal von den Ductus Cuvieri gelegenen Kommunikationsgänge, welche den Ductus pleuro-pericardiaci höherer Typen entsprechen; dieser Verschluss erfolgt etwas später als die Bildung der ventralen Hälfte des primären Diaphragma.

Schon oben wurde erwähnt, dass die Ductus pleuro-pericardiaci durch die zunehmende Ausdehnung der beiden Lungensäcke immer mehr verengt werden. Der gänzliche Verschluss wird jedoch erst durch die allmählich erfolgende Obliteration gewisser Theile der Leibeshöhle zu einer Zeit angebahnt, in der die Bursa hepato-enterica bereits allseitig verschlossen ist. Diese Verödung gewisser cranialer Cölomtheile beginnt schon in jüngeren Stadien mit einer Verwachsung der seitlichen Darmtheile mit der lateralen Leibeswand in der Höhe des Sinus venosus, wodurch dorsal vom Darm, durch das dorsale Mesenterium von einander getrennt, links und rechts je ein cranial blind endigender Cölomsack abgeschieden wird (Textfigur 4 *a, a'*). Diese blinden Buchten sind schon von GOETTE (10) bei der Unke beschrieben und ihre Entstehung von ihm auf die Geraderichtung des anfänglich überstreckten Embryo zurückgeführt worden. Bei diesem Processe soll die starre Chorda dorsalis die das Cölom cranial begrenzenden Theile zurückhalten, während sich die übrigen ventralwärts liegenden Theile in caudaler Richtung verschieben. Da die Embryonen von Triton und Salamandra jedoch von vorn herein eine vollkommen gerade stäbchenförmige Gestalt besitzen, kann die von GOETTE gegebene Beschreibung dieses Entwicklungsganges bei diesen Formen nicht zutreffen, wogegen die Entstehung dieser beiden Buchten durch die sekundäre Verwachsung des Darmes mit der Somatopleura hinlänglich erklärt scheint. Diese beiden Blindsäcke sind es auch, die zur Vorniere in Beziehung stehen. Es münden nämlich die Wimpertrichter der Vorniere in diesen Leibeshöhlenabschnitt, während von der Mittellinie aus der Glomerulus der Vorniere in denselben eingestülpt erscheint. Indem nun caudalwärts vom Vornierenglomerulus auf eine kurze Strecke weit eine Obliteration des dorsalen Abschnittes der Leibeshöhle Platz greift, verliert der cranialste Theil des dorsalen Abschnittes der Leibeshöhle seine Verbindung mit dem übrigen Cölom und erscheint nun als Hohlraum des MALPIGHI'schen Körperchens der Vorniere.

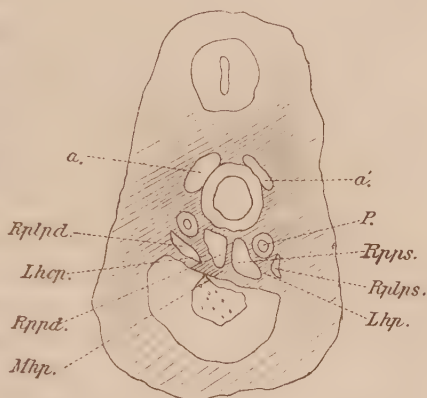
Eben so wie die laterale Darmwand mit der Somatopleura verschmilzt, verwachsen auch die cranialen Abschnitte der Lungen mit



der seitlichen Cölomwand, so dass sie durch reichlich entwickeltes Mesodermgewebe mit dieser und dem Darm innig verbunden sind (Textfigur 4). Bei diesem Vorgange drängen die an Ausdehnung immer mehr zunehmenden Lungen die beiden Blätter der Lig. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale gänzlich aus einander, so dass der zwischen Darm und Lunge ausgespannte Theil dieser Gekröse vollständig schwindet und in die gemeinsame Verwachsungsmasse mit einbezogen wird (Textfigur 4). Die ventral von den Lungen gelegenen Antheile dieser Gekrösplatten treten mit einer neugebildeten Mesoderm-lamelle in Verbindung (Textfig. 4 *Mhp*); lateral von ihnen finden sich außerdem die beiden Recessus pleuro-pericardiaci, während wir in den medial von ihnen gelegenen Cölomspalten die beiden Recessus pleuro-peritoneales erkennen.

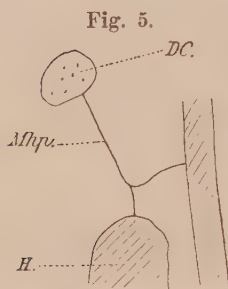
Die Mesodermplatte nun, auf die die Lig. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale ventralwärts auslaufen, verdankt ihre Entstehung der Wanderung der Leber in caudaler Richtung. Bei dieser Ortsveränderung muss sich ja die Leber von den Ductus Cuvieri entfernen und zieht, da sie mit diesen verwachsen ist, zwischen sich und den letzteren eine Platte aus, die eben so wie die cranialen seitlichen Theile der Leber mit der lateralen Leibeswand in Verbindung steht. Der Ventrikeltheil des Herzens, der früher hauptsächlich dem ventral und cranial gerichteten Antheil der Leberoberfläche auflag, kommt nun auch zum großen Theil auf diese Mesenterialplatte zu liegen. Da diese Platte demgemäß einen weiteren Bestandtheil des Bodens der Perikardialhöhle ausmacht und andererseits mit der Leber in direktem Zusammenhang steht, soll sie fernerhin *Membrana hepato-pericardiac*a genannt werden. Die fortgesetzte Weiterbewegung der Leber in caudaler Richtung bedingt, dass die Abschnürung der Leber von den mit ihr in Verbindung stehenden Theilen in immer weiterer Ausdehnung erfolgt, so dass sie ihre Betheiligung an der Bildung des primären ventralen Diaphragmas vollständig aufgibt. An ihre Stelle ist in Folge dieses Abschnürungs-

Fig. 4.





vorganges eine mesodermale Platte getreten, die sowie ursprünglich die Leber, an den oben besprochenen spiraligen Verwachsungslinien an der ventralen Leibeswand haftet. Mit dieser Platte steht die Leber nur mehr durch die Membrana hepato-pericardica und durch das Ligamentum suspensorium hepatis in Verbindung. Das sekundäre ventrale Diaphragma besteht somit aus zwei Theilen, die einem gemeinsamen Entwicklungsmodus ihre Entstehung verdanken; diese beiden Theile sind: die obere Hälfte der Membrana hepato-pericardica und ventral davon die Mesodermplatte, die an der ventralen Leibeswand angeheftet ist. Die Grenze zwischen den beiden Antheilen ist an der caudalen Fläche des sekundären ventralen Diaphragma durch den Ansatz des caudalen Restes der Membrana hepato-pericardica zu erkennen



(Taf. XIX Fig. 8 und Textfigur 5). Von der Membrana hepato-pericardica caudalwärts entwickeln sich alsbald an jeder Seite der Leber in der Fortsetzung der Membrana hepato-pericardica zwei Mesodermfalten, die die seitlichen Leberländer an die laterale Leibeswand befestigen und eine ziemlich bedeutende Ausdehnung gewinnen (Taf. XIX Fig. 8 und Textfigur 3); sie sollen laterale Lebergekröse genannt werden.

Kehren wir nun wieder zur Betrachtung der Beziehungen zurück, in denen die Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale zur Leber und den angrenzenden Theilen stehen, so ist es klar ersichtlich, dass die ventralen Insertionslinien dieser beiden Gekrösplatten von der dorsalen Wand des Sinus venosus und der Ductus Cuvieri erst über die hintere Fläche der Membrana hepato-pericardica ziehen müssen, um zur Leber zu gelangen; und zwar rückt dabei die ventrale Insertionslinie des Ligamentum hepato-pulmonale rasch lateralwärts ab, bis sie endlich die laterale Leibeswand erreicht hat, während das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale eine mehr schräge Verlaufsrichtung beibehält. Dadurch giebt sich jetzt schon eine gewisse Asymmetrie kund im Verlaufe der beiden Gekrösplatten und in der Ausdehnung der beiden Recessus pleuro-pericardiaci (vgl. Textfigur 4); nichtsdestoweniger erfahren jedoch beide Ductus pleuro-pericardiaci eine relativ gleichmäßige Verengung durch das Verhalten der noch freien Antheile der Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale, bis schließlich ihre endgültige Obliteration dadurch zu Stande kommt, dass endlich der letzte freie Rest der beiden Gekrösplatten mit den

anliegenden Theilen verwächst: und zwar das Ligamentum hepato-pulmonale mit der seitlichen Leibeswand und das Ligamentum hepato-cavo-pulmonale mehr der Fläche nach mit der Membrana hepato-pericardiaca und auch mit der lateralen Leibeswand. Somit ist der gänzliche Abschluss der Perikardial- von der Pleuroperitonealhöhle endgültig erfolgt. Bezüglich der Vena cava inferior ist die Membrana hepato-pericardiaca von ähnlicher Bedeutung wie für die Insertion der Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale, in so fern sie auch hier als Brücke für die Vene dient, um ihr den Übertritt von der Leber zum Sinus venosus zu ermöglichen; und zwar verläuft die Vena cava in der linken Hälfte der Membrana hepato-pericardiaca cranialwärts in gerader Richtung zum Sinus venosus.

Dass sich an dem Verschlusse der Ductus pleuro-pericardiaci bei Amphibien die Ductus Cuvieri nicht unmittelbar betheiligen, geht aus der gegebenen Beschreibung hervor, indem die endgültige Verwachsung der entsprechenden Theile erst in der Höhe der Membrana hepato-pericardiaca als caudal von den Ductus Cuvieri erfolgt. Nach den Mittheilungen RAVN's und Anderer spielen bei den kongruenten Vorgängen in Säugethieren die Ductus Cuvieri selbst eine hervorragende Rolle.

Aus diesen complicirten Verhältnissen erklärt sich auch die Ansicht KLAATSCH's, die dahin geht, dass das Leberhohlvenengekröse erst am Parietalgekröse (worunter er augenscheinlich schlechtweg die das craniale Ende der Pleuroperitonealhöhle abschließende Platte des Diaphragma zu verstehen scheint) seinen Ursprung nimmt. Die Verwachsung der Lungen und der Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale einerseits mit der lateralen Leibeswand und der Membrana hepato-pericardiaca andererseits reicht nämlich nur bis annähernd zum Niveau der cranialen Leberfläche; dort erscheinen die Gekrösplatten wieder frei (auf Fig. 8 Taf. XIX ist dieser Punkt aus der Knickung, die die beiden Platten in der Tiefe erfahren, ersichtlich) und ihre ventralen Insertionslinien rücken, caudalwärts verfolgt, indem sie auf die lateralen Lebergekröse übergehen (Fig. 8, gegen die Mittellinie vor, bis sie schließlich die seitlichen Leber-ränder erreichen.

Das Verhalten des zwischen dorsaler Leibeswand und linker Lunge erhaltenen Theiles des Ligamentum hepato-pulmonale unterliegt in seiner Ausbildung in späterer Zeit einigen individuellen Schwankungen, indem es einmal vollständig frei bleibt, ein anderes

Mal mehr oder minder ausgedehnte Verwachsungen mit der linken Fläche des dorsalen Darmgekröses eingeht; ja bei einzelnen Exemplaren fand ich es sogar mit der Milz verwachsen.

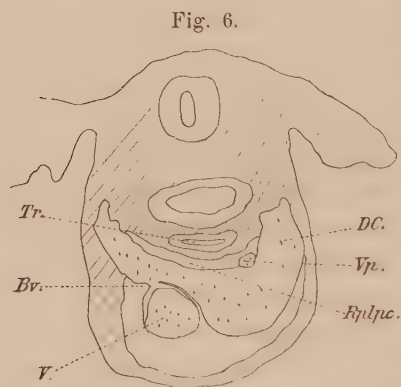
Gleichzeitig mit den eben geschilderten Vorgängen spielen sich im Bereiche der Perikardialhöhle selbst noch einige geringfügige Veränderungen ab, die zu den definitiven Verhältnissen, wie wir sie bei erwachsenen Formen finden, direkt hinüberführen. Sie mögen zum Schlusse noch in Kürze erwähnt werden.

Zunächst verwächst die hintere Wand des Ventrikels an einem Punkte mit dem ihr anliegenden Ductus Cuvieri dexter. Von diesem Punkte aus breitet sich in caudaler Richtung allmählich eine der Fläche nach sich ausdehnende Verwachsung zwischen dorsaler Ventrikelwand und ventraler Fläche der Membrana hepato-pericardiaca aus, so dass diese beiden Theile in direkter Verbindung mit einander stehen. Auf dem Wege dieser Anheftung zieht in deren cranialem Rande die Bulbusvene, in die sich das Blut des Bulbustheiles

des Herzens ergießt, zum Ductus Cuvieri dexter (Textfigur 6 *Bv*).

In Folge dieser Verschmelzung gewinnt es den Anschein, als spannten sich zwischen hinterer Ventrikelwand und der seitlichen Wand der Perikardialhöhle links und rechts je eine Mesodermplatte aus, in deren cranialwärts freiem Rande die Ductus Cuvieri verlaufen.

Wir haben früher gesehen, dass die Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale erst



ziemlich weit caudal von den Ductus Cuvieri mit der lateralen Leibeshöhle verwachsen; dadurch entstehen dorsal von den Ductus Cuvieri und von der Membrana hepato-pericardiaca zwei caudalwärts geschlossene, blindsackförmige Ausbuchtungen der Perikardialhöhle, die Reste der Ductus pleuro-pericardiaci (Textfigur 4 *Rplps* und *Rplpd*). Diese beiden Blindsäcke sind durch eine Scheidewand von einander getrennt. Diese Scheidewand endigt cranialwärts in der Höhe der Ductus Cuvieri mit einem konkaven freien Rande, so dass sie auf dem Schnitte der Textfigur 6 noch nicht zu sehen ist; sie besteht aus drei Mesodermplatten, die sich gegen den Rand zu einer einheitlichen Zellmasse vereinigen (Textfigur 7 *Vp*). Diese drei Blätter sind:

der craniale Antheil des als Ligamentum hepato-entericum bezeichneten ventralen Darmgekröses (Textfigur 8 *Lhe*) und die Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale, die in dieser Gegend ihren cranialen Ursprung nehmen (Textfigur 8 *Lhcp*, *Lhp*); zwischen den beiden letzteren befinden sich, durch das Ligamentum hepato-entericum von einander getrennt, die cranialen blinden Enden der Recessus

Fig. 7.

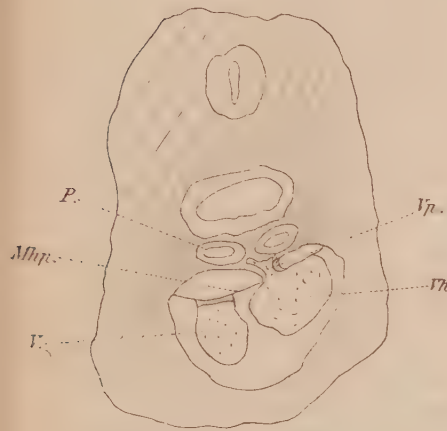
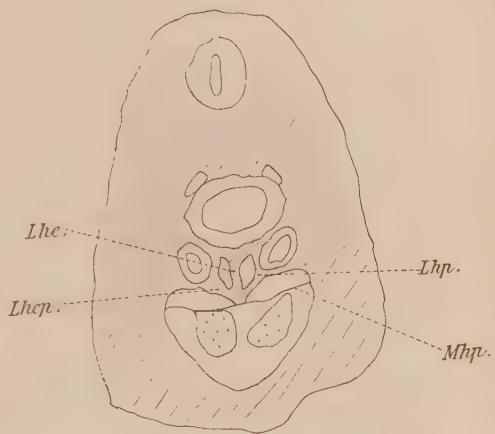


Fig. 8.



pleuro-peritoneales (Stross), während lateralwärts die Recessus pleuro-pericardiaci gelegen sind. Die Ausläufer der beiden nun getrennten Leibeshöhletheile sind somit in entgegengesetztem Sinne geschlossen und von einander durch die Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale geschieden (vgl. Textfigur 9 pag. 286).

Die Scheidewand zwischen den beiden Ausbuchtungen der Perikardialhöhle liegt nicht genau in der Mittelebene, wie es die verschiedene Verlaufsrichtung der Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale bedingt (vgl. pag. 282), so dass die rechtsseitige Ausbuchtung die geräumigere ist (vgl. Textfigur 7) und auch späterhin bleibt.

Im cranialen freien Rande der Scheidewand verläuft die Vena pulmonalis (Textfigur 7 *Vp*), die das ventrale Darmgekröse benutzt, um von den Lungen zum Sinus venosus zu gelangen, an welchen sie sich in ihrem weiteren Verlaufe anlagert (vgl. auch Textfigur 6 *Vp*).

Bei der stetigen Massenzunahme des Blutes dehnt sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung der Vorhofstheil des Herzens so bedeutend aus, dass er sich in die beiden blinden Buchten der



Perikardialhöhle hineindrängt und dieselben auf Kosten ihrer Tiefe ausweitet; dabei wird die Scheidewand zwischen ihnen immer niedriger, so dass auch die Ausdehnung der Recessus pleuro-peritoneales in cranialer Richtung eine bedeutende Abnahme erfährt (vgl. Textfiguren 9 und 10, auf denen in schematischer Weise die Verhältnisse, wie sie sich auf Frontalschnitten darstellen würden, angedeutet

Fig. 9.

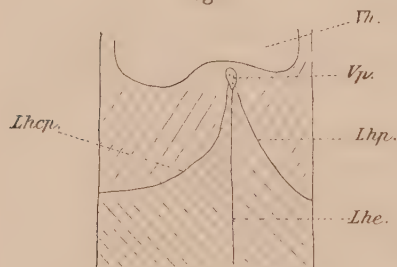
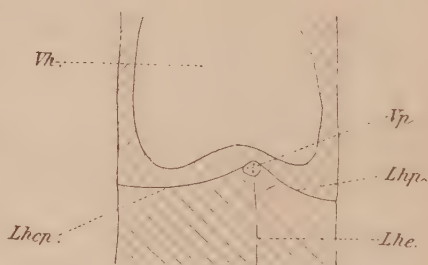


Fig. 10.



sind; das Lumen der Perikardialhöhle ist von rechts nach links, das der Pleuroperitonealhöhle von links nach rechts schraffirt. Der Bogen, den die Vena pulmonalis in ihrem Verlaufe bildet, wird an Konkavität in gleichem Maße zunehmen müssen.

Die Scheidewand zwischen Perikardial- und Pleuroperitonealhöhle besteht somit aus zwei durch die Ductus Cuvieri geschiedenen Antheilen: aus dem sekundären ventralen Diaphragma, das durch die Abschnürung der Leber von den mit ihr verwachsenen Gebilden entstanden ist, und aus dem dorsalen Antheile, der durch die Ligg. hepato-cavo-pulmonale und hepato-pulmonale gebildet wird.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass die Art des Verschlusses der Perikardialhöhle bei Amphibien in manchen Punkten von der Art des Verschlusses abweicht, wie ihn RAVN für Säugethiere beschreibt, wenn auch die parallelen Vorgänge in den Hauptzügen viel Gemeinsames erkennen lassen. Eine Vermittelung zwischen den bezüglichen Entwicklungsstufen wird sich wohl durch die Untersuchung der Verhältnisse bei Reptilien, wie sie RAVN in Aussicht gestellt hat, erwarten lassen.

Schließlich drängt es mich, den Herren Professoren ZUCKERKANDL und HOCHSTETTER für das freundliche Entgegenkommen und die thatkräftige Unterstützung, die ich jeder Zeit fand, bestens zu danken.

Wien, April 1895.

## Literaturverzeichnis.

- 1 JOH. MÜLLER, Über den Ursprung der Netze und ihr Verhältnis zum Peritonealsacke beim Menschen, aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen. MECKEL's Archiv. 1830.
- 2) C. TOLDT, Bau und Wachstumsveränderungen der Gekröse des menschlichen Darmkanals. Denkschriften der mathem.-naturwiss. Klasse der kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Wien 1879.
- 3) — Die Darmgekröse und Netze in ihrem gesetzmäßigen und gesetzwidrigen Zustande. Ebenda 1889.
- 4 — Maßgebende Gesichtspunkte in der Anatomie des Bauchfelles und der Gekröse. Ebenda 1889.
- 5) E. RAVN, Über die Richtung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugethierembryonen. Biolog. Centralblatt. Bd. VII.
- 6 — Über die Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugethierembryonen. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1889.
- 7 — Untersuchungen über die Entwicklung des Diaphragma und der benachbarten Organe bei den Wirbelthieren. Ebenda.
- 8) C. K. HOFFMANN, Dr. H. G. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 3. Abth. III. Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien.
- 9) JOS. OELLACHER, Über die erste Entwicklung des Herzens und der Perikardial- oder Herzhöhle bei Bufo cinereus. Archiv für mikr. Anatomie Bd. VII. 1871.
- 10) ALEX. GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- 11 — Untersuchungen über die Entwicklung des Bombinator igneus. Archiv für mikr. Anatomie. 1869.
- 12 — Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (Petromyzon fluviatilis). Hamburg und Leipzig 1890.
- 13) F. HOCHSTETTER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. I. Hühnchen. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888.
- 14 — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX.
- 15) — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten III. Säuger. Morphol. Jahrbuch. Bd. XX.
- 16 — Über das Gekröse der hinteren Hohlvene. Anatom. Anzeiger. 1888.
- 17) H. KLAATSCH, Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbelthiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII.
- 18) — Zur Beurtheilung der Mesenterialbildungen. Entgegnung an Herrn Professor TOLDT. Morphol. Jahrbuch. Bd. XX.
- 19) ANT. STOSS, Untersuchungen über die Entwicklung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafsembryonen. Aus dem anatomischen Institut der thierärztlichen Hochschule in München. Inaugural-Dissertation. Leipzig 1892.
- 20) C. B. LOCKWOOD, The development of the great omentum and transverse mesocolon. The journal of Anatomy and Physiology normal and pathol. Vol. XVIII.

- 21) E. GÖPPERT, Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVII.
- 22) HIS, Anatomie menschlicher Embryonen.
- 23) P. MARTIN, Zur Entwicklung der Bursa omentalis und der Mägen beim Rinde. Österr. Monatsschrift für Thierheilkunde. Wien 1890.
- 24) MAURER, Die erste Anlage der Milz und das Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVI.
- 25) USKOW, Über die Entwicklung des Zwerchfells, des Perikards und des Cölooms. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXII. 1883.
- 26) C. RABL, Über die Bildung des Herzens der Amphibien. Morphol. Jahrbuch, Bd. XII. 1887.
- 27) ALB. BLASCHKE, Untersuchungen über Herz, Perikard, Endokard und Perikardialhöhle. Mittheilungen des embryologischen Instituts in Wien. 1885.
- 28) ALB. BRACHET, Recherches sur le développement de la cavité hépato-entérique de l'Axolotl et de l'arrière-cavité du péritoine chez les Mammifères (Lapin). Extrait des Archives de Biologie, publiés par MM. ED. VAN BENEDEN et CH. VAN BAMBEKE. Tome XIII. 1893.
- 29) F. HOCHSTETTER, Über die Entwicklung der Abdominalvene bei Salamandra maculata. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXI. Heft 1.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XIX.

<i>Cf</i> Gallenblase,	<i>Lhp</i> Ligamentum hepato-pulmonale,
<i>D</i> Darm,	<i>Lsh</i> Ligamentum suspensorium hepatis,
<i>D.C</i> Ductus Cuvieri,	<i>M</i> Mesenterium dorsale,
<i>D.h</i> Ductus hepaticus,	<i>Mhp</i> Membrana hepato-pericardiaca.
<i>Duod</i> Duodenum,	<i>P</i> Lunge,
<i>fhe</i> Foramen hepato-entericum,	<i>Pr</i> Pankreas ventrale,
<i>H</i> Leber,	<i>Prd</i> Pankreas dorsale,
<i>Lhcp</i> Ligamentum hepato-cavo-pulmonale,	<i>Sv</i> Sinus venosus,
<i>Lhe</i> Ligamentum hepato-entericum,	<i>Vc</i> Vena cava,
	<i>Vp</i> Vena portae.

Fig. 1 und 2 sind abgebildet nach Schnitten einer Querschnittserie von Salamandra maculata.

Fig. 3 ist nach einem Schnitte aus der Gegend der Vordermitteldarmschlinge aus einer Serie von Salamandra atra gezeichnet.

Fig. 4, 5, 6 und 7 sind abgebildet nach Schnitten einer Querschnittserie von Salamandra atra.

Fig. 8. Ansicht des cranialen Abschnittes der Pleuroperitonealhöhle; das betreffende Präparat stammt von einem erwachsenen Exemplar von Salamandra maculata.

# Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien.

Von

**Otto Grofser und Ernst Brezina,**

stud. med.

stud. med.

---

(Aus dem ersten anat. Institut des Herrn Prof. E. Zuckerhandl in Wien.)

---

Mit Tafel XX und XXI.

---

Über die Entwicklung der Venen im Gebiete des Halses und Kopfes bei Reptilien finden sich bloß in der Arbeit RATHKE's über die Entwicklung der Natter ausführlichere Angaben. Dieses Buch, das überhaupt zuerst ein klares Gesamtbild der Entwicklung eines Reptils gab, brachte auch eine Fülle von Beobachtungen über die Bildung des Gefäßsystems. Speciell die Entwicklung der Kopfvenen erfuhr eine ausführliche Darstellung. Nun war aber gerade dieses Gebiet für RATHKE sehr schwer zu bearbeiten. Er musste an lebendem Materiale mit der Lupe beobachten; um so bewunderungswürdiger ist seine besonders in Bezug auf die Hirnvenen in allem Wesentlichen richtige Darstellung. Freilich hat RATHKE namentlich über junge Embryonen nur sehr spärliche Angaben gemacht. Nun ließ sich aber nach den mit Hilfe der modernen Technik gewonnenen Ergebnissen vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Beobachtungen eine Reihe von wichtigen Vorgängen und Veränderungen im Gebiete des Kopfvenensystems der Reptilien und Säuger gerade in jungen Entwicklungsstadien voraussetzen, die freilich RATHKE mit seinen primitiven Hilfsmitteln nicht in der Lage war nachzuweisen.

Auf Grund dieser Voraussetzungen nun hat Herr Prof. HOCHSTETTER uns die Anregung zu vorliegender Arbeit gegeben, die um



so sicherer ein positives Ergebnis zu liefern versprach, als schon beim Beginne derselben die jetzt gleichzeitig erscheinenden Untersuchungen H. SALZER's (14) an Säugethieren, die auch für diese Vertebratenklasse tiefgreifende Umgestaltungen des primitiven Kopfvenensystems festgestellt haben, in ihren Hauptzügen zu Ende geführt waren. In dieser Arbeit SALZER's wird man auch in einer Übersicht über die Litteratur das über die Entwicklung und Umbildung der vorderen Cardinalvene bei den einzelnen Vertebratenklassen bereits Bekannte zusammengestellt finden.

Die von uns ausgeführten Untersuchungen wurden an den zwei bestbekannten Vertretern der Reptilien, an *Lacerta agilis* und *Tropidonotus natrix*, in der Weise vorgenommen, dass jeder von uns eines dieser Thiere mit Rücksicht auf die Entwicklung seiner Kopfvenen verfolgte.

Es sei hier zunächst die Methode der Untersuchung in Kürze angegeben. Die in Pikrinsublimat (RABL) fixirten Embryonen wurden in CZOKOR's Kochnillealaun oder in P. MAYER's Hämalalaun gefärbt und in Sagittalseerien zerlegt, die Schnitte wurden mit ABBÉ's Zeichenapparat gezeichnet und aus den Schnittbildern Profilkonstruktionen (Pauskonstruktionen) angefertigt. Außerdem wurden einzelne Embryonen parallel dem Nachhirndach geschnitten, um bestimmte Verhältnisse überzeugender zur Darstellung zu bringen. Zum Studium der definitiven Verhältnisse bei Reptilien überhaupt wurden erwachsene Exemplare verschiedener Formen präparirt.

Bei einer Zusammenfassung der Angaben RATHKE's über die Natter (11) finden wir, wie bereits Eingangs erwähnt, dass er vor Allem Embryonen in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen hat, die bereits ziemlich weit entwickelt waren. An den jüngsten von ihm beobachteten Embryonen mit zwei Paaren von Kiemenspalten und drei Aortenbogen, von welchen der letzte noch sehr schwach war, beschreibt er »zwei Venen« (rechts und links eine), die »von vorn dicht über den Visceralfortsätzen, zwischen diesen und den Gehörbläschen in der Leibeswand zum Herzen verlaufen«. Später, am Ende der ersten Entwicklungsperiode<sup>1</sup>, soll sich die V. jugularis, die

<sup>1</sup> RATHKE unterscheidet nämlich in der Entwicklung der Natter vier Perioden, von welchen die erste »bis zum Erscheinen sämtlicher Kiemenspalten und der Verschließung des Darmnabels«, die zweite dann »bis zur Verschließung aller Kiemenspalten«, die dritte wieder »bis zu der Färbung der Hautbedeckungen«, die vierte endlich »bis zur Abstreifung der Eihüllen« reicht. Wir werden im Laufe unserer Darstellung bei den einzelnen Embryonen anführen, welcher Periode RATHKE's dieselben entsprechen.

er übrigens der *V. jugularis externa* des Menschen homologisirt, aus zwei Ästen zusammensetzen, von denen einer aus dem Gesichtstheile des Kopfes hervorgeht, *V. facialis*, ein anderer vom Gehirne sein Blut bezieht, *V. cerebialis*. Diese letztere Vene lässt RATHKE aus dem Zusammenflusse der Anlagen des Sinus transversus und Sinus cavernosus entstehen, von welchen der erste, mit einer vorderen und einer hinteren Wurzel auf dem Zwischenhirndache entspringend, seitlich vom Gehirn herabzieht, der andere von der Gehirnbasis herkommt. Die Gesichtsvene soll mit mehreren Ästen ober- und unterhalb des Auges entspringen und dann in der Seitenwand des Kopfes verlaufen; die Hirnvene soll der Gesichtsvene parallel innerhalb der Schädelhöhle in den Hirnhäuten caudalwärts ziehen. Sie soll auch vor dem Hörbläschen noch »von oben« (von der dorsalen Seite des Hirnrohres) einen Zweig, den Sinus petrosus (superior) aufnehmen. Gesichts- und Hirnvene verbinden sich »dicht vor der Ohrkapsel nahe der Grundfläche der Hirnschale«, und zwar außerhalb derselben, zur *V. jugularis*. In späteren Stadien (dritte Periode) schien RATHKE der Austritt der *V. cerebialis* aus der Schädelhöhle mit dem Durchtritt des *N. trigeminus* zusammenzufallen.

Die, wie erwähnt, vor dem Gehörorgane entstandene Jugularvene nimmt dann noch Venen hinter dem Ohre auf, von welchen eine später zum Sinus occipitalis (posterior) ausgebildet wird.

Der Sinus transversus liegt Anfangs so, dass bei der Betrachtung von außen das untere Stück vom Auge verdeckt wird. Später, im Laufe der dritten Periode, entfernt er sich von demselben, indem das Auge nach vorn rückt, so dass er schließlich eine geraume Strecke hinter demselben verläuft. Inzwischen bilden sich auf dem Gehirndache in der Medianebene durch Ausweitung kapillarer Anastomosenketten und durch Verschmelzung von sagittal verlaufenden Wurzelzweigen der abführenden Hirnvenen Längssinus aus, von RATHKE Sinus longitudinalis und Sinus perpendicularis (Sinus quartus) genannt; der erste liegt nasal, der andere caudal von der Epiphyse; und dieser zerfällt in zwei Abschnitte, deren Grenze der Abgang des Sinus petrosus bildet. Mit der fortbreitenden Entwicklung dieser Längssinus geht die Rückbildung des Sinus transversus einher, der schließlich (während der vierten Periode) in der Mitte unterbrochen wird, während das proximale und das distale Ende als Hirnvenen erhalten bleiben.

Es mögen nun zunächst unsere Beobachtungen an *Tropidonotus* mit denen RATHKE's verglichen und die dabei gewonnenen Resultate durch die Beschreibung der wichtigsten Entwicklungsstadien der Eidechse ergänzt werden. Um die successiven Umbildungen des primären Kopfvenensystems leichter überblicken zu können, sei dann auch, wenn nöthig, auf die zwei für die oben genannten Untersuchungsobjekte entworfenen Schemen (Fig. 1 und 2) verwiesen.

Bei ganz jungen Schlangenembryonen (Serie XXIII)<sup>1</sup>, bei denen noch keine Kiemenpalte durchgebrochen ist, bei welchen die Einstülpung der primären Augenblase eben beginnt, Linse und Hörbläschen erst als Epithelverdickungen erscheinen und nur ein Aortenbogen gebildet ist, lässt sich im Gebiete des Kopfes noch keine Venenbahn nachweisen. Die Ganglienleiste bildet noch eine kontinuierliche Zellkette, und die bei *Tropidonotus* zwischen Augenblase und Aortenbogen gelegene paarige Kopfhöhle besitzt einen größten Durchmesser von etwa 40  $\mu$ .

Erst bei einem älteren Embryo (Serie IX) finden sich venöse Gefäße im Kopfgebiete. Auch der zweite Aortenbogen hat sich inzwischen gebildet; die erste Kiemenpalte ist bereits durchgängig, während am Grunde der zweiten Kiemenfurche Ektoderm und Entoderm einander berühren und die Schlundbucht der dritten Kiemenpalte angelegt ist. Die Kopfhöhlen sind bei diesem Embryo schon verschwunden. Das Linsensäckchen ist zwar geschlossen, aber noch nicht vom Ektoderm abgeschnürt. Die Hemisphärenbläschen beginnen sich zu entwickeln. Von einer Faltung des Rautenhirnbodens ist noch fast nichts zu sehen. Die Zellen der Ganglienleiste haben sich vor dem Hörbläschen in zwei Gruppen geordnet, von welchen die vordere, an der lateralen Fläche des Hinterhirns gelegen, der Anlage des Trigeminalganglion entspricht, während die hintere, die dicht vor dem Hörbläschen liegt, die Anlage des Facialis-Acusticus-Ganglion bildet.

Ventral und lateral von Vorder- und Mittelhirn erstrecken sich nun venöse Blutbahnen mit unregelmäßig geformten Wandungen, die sich in einem größeren Blutraume ventral und cranial von der Anlage des Trigemini vereinigen. Von da setzen sie sich in ein Gefäß fort, das ventral von den Ganglien und vom Labyrinthbläschen, dem Hirnrohre dicht anliegend, caudalwärts verläuft, um in der

<sup>1</sup> Wir benennen die Embryonen nach der Nummerirung unserer Serien und späterhin auch nach der Nummer der Abbildung, die wir von ihnen geben.

Gegend der Nackenbeuge ventralwärts abzubiegen, die Aorta an deren lateraler Seite zu kreuzen und in den Ductus Cuvieri zu münden. In unserem Schema für *Tropidonotus*, Fig. 1, entspricht dieses Gefäß der schraffirten longitudinalen Kopfvene, deren erstes Stück mit *v.ca.* bezeichnet ist; wir wollen dieses Gefäß, die älteste Vene des Kopfgebietes, als vordere Cardinalvene, *V. cardinalis anterior*, bezeichnen.

Bei einem etwas älteren Embryo als dem der Serie IX (Serie XVII, Fig. 5) sprosst vom Truncus arteriosus ein caudalwärts verlaufendes Gefäß hervor, das an zwei Stellen (X und XX) Erweiterungen zeigt, an den Abgangsstellen des späteren dritten und vierten Aortenbogens. Die zwei ersten Kiemenspalten sind durchgebrochen, im Bereiche der späteren dritten berühren sich Ektoderm und Entoderm; die Schlundbucht der vierten ist angedeutet. Die venöse Blutbahn des Kopfes, die Cardinalvene (*v.ca.*), reicht hier cranialwärts schon bis an die laterale Fläche des Zwischenhirns. In ihrem Verlaufe erhält die Vene als einzigen nennenswerthen Zufluss noch vor dem Trigeminus die in der Abbildung ersichtliche, später nicht mehr nachweisbare Vene (*Br.*) von der Mittelhirnbasis. Außerdem besitzt die Cardinalvene vor der Facialisanlage eine schwache dorsal gerichtete Ausbuchtung, die, wie sich später ergeben wird, mit Rücksicht auf die Entwicklung einer der Hirnvenen von Bedeutung ist.

Am Hirnrohre treten die Hemisphärenbläschen deutlicher hervor als im früher beschriebenen Stadium. Die Faltungen des Rautenhirnbodens sind jetzt so ziemlich in derselben Ausbildung und Deutlichkeit zu erkennen, wie sie BÉRANECK (2) für etwa gleich weit entwickelte Embryonen von *Lacerta* beschreibt. Von Nerven sind der Trigeminus (V), der Facialis-Acusticus (VII—VIII) und der Glossopharyngeus (IX) aus der Ganglienleiste gesondert angelegt. Die Anlagen, von noch rein zelligem Charakter, sind nicht unwesentlich größer als im Stadium der Serie IX. Die Anlage des Trigeminus erstreckt sich von ihrem Ursprung aus der Rautenhirnbreite lateral- und ventralwärts<sup>1</sup>; und in ähnlicher Weise zieht von der Anlage des Facialis-Acusticus eine Zellkette ventralwärts, deren Elemente sich später zum Ganglion geniculi gruppieren. Auch das

<sup>1</sup> Im cranialen Theile dieser Anlage ist die Anordnung der Zellen am dichtesten; offenbar finden dort, im Zusammenhang mit der Anfangs weit überwiegenden Ausbildung des orbitalen Trigeminusastes, sehr rege Wachstumsvorgänge statt.



Labyrinthbläschen hat sich vergrößert und erstreckt sich jetzt weiter ventralwärts als früher.

Alle diese Gebilde treten in interessante topographische Beziehung zur Cardinalvene. Diese ist durch die Entwicklung der Hirnnervenganglien in ihrem dorsoventralen Durchmesser etwas eingeschränkt worden; gleichzeitig erstrecken sich aber Trigemini, Facialis und Hörbläschen auch schon an ihrer lateralen Seite ventralwärts. Das Gefäß wird in Folge dessen gezwungen, sich an das Medullarrohr sehr knapp anzulegen; und da die Faltungen des Rautenhirnbodens auch an der äußeren Oberfläche des Hinterhirns sich durch Einziehungen markieren, so schmiegt sich die Vene sogar in diese Einziehungen ein. Diese letztere Erscheinung findet in unserer Abbildung ihren Ausdruck in dem wellenförmigen dorsalen Kontour der Vene im Bereiche des genannten Hirnabschnittes.

Nur wenig älter als der Embryo der Fig. 5 waren die jüngsten von RATHKE untersuchten Exemplare. Denn während wir in Fig. 5 den dritten Aortenbogen als schwache Erweiterung eines vom Truncus arteriosus ventralwärts verlaufenden Gefäßstammes angelegt finden, besaßen RATHKE's Embryonen einen zwar schon vollständigen, aber noch sehr schwachen dritten Bogen. Vergleichen wir nun unseren Befund mit den Angaben RATHKE's, so muss auffallen, dass RATHKE offenbar die Vene des Kopfes viel zu nahe an die Körperoberfläche (»in die Leibeswand«) verlegt. Sie liegt aber nicht dort, sondern dicht am Hirnrohre, nicht »zwischen Visceralfortsätzen und Gehörbläschen«, sondern medial von diesem und den Hirnnerven.

Bei Embryonen, bei welchen der dritte und der vierte Aortenbogen sich ausbilden, treten nun eine Reihe wichtiger Veränderungen in die Erscheinung, die zu Verhältnissen hinüberleiten, wie sie der Embryo der Fig. 6 darbietet. An der Hand des Schemas Fig. 1 sind diese Veränderungen leicht zu verstehen; sie hängen innig zusammen mit der Entwicklung des Nervensystems, die bei der Erklärung der Fig. 6 etwas ausführlicher dargestellt werden soll. Nur so viel sei hier im Vorhinein bemerkt, dass zunächst der erste Ast des Trigemini, der Facialis und der Glossopharyngeus rasch heranwachsen und der letztere durch eine starke Kommissur mit dem Ursprungsgebiete des Vagus in Verbindung tritt. Alle Nerven liegen lateral von der Cardinalvene und ihren beiden Wurzelzweigen. Diese Vene entsteht nämlich jetzt aus zwei Ästen, deren Verlauf wir am besten schon hier unter Bezugnahme auf Fig. 6 darstellen wollen. Die eine, vom Zwischenhirndache, aus der Gegend der späteren

Zirbelanlage kommend, ist eine Hirnvene (*v.c.c.a.*); sie sieht bei jungen Embryonen aus wie eine Verlängerung der Cardinalvene; wir wählen für sie den Namen *V. cerebialis anterior*. Die zweite Vene, die Blut aus dem Auge und dessen Umgebung bezieht, aber vorläufig noch bedeutend schwächer ist als die Hirnvene, wollen wir mit Rücksicht auf ihr späteres Verhalten *V. orbitalis inferior* (*v.o.i.*) nennen. Die *V. cerebialis anterior* nun kreuzt in ihrem Verlaufe den ersten Ast des Trigeminus, wie dies auch im Schema ersichtlich ist (*V<sub>1</sub>* und *v.c.c.a.*). Anfänglich liegt sie medial vom Nerven; sehr bald aber entsteht durch Ausweitung capillarer Anastomosen ein neues, lateral vom Nerven verlaufendes Gefäß, das proximal und distal von demselben mit der ursprünglichen Vene verbunden ist. In kurzer Zeit geht dann der ältere mediale Abschnitt des so entstandenen Ringes zu Grunde, so dass nur die laterale, im Schema etwas breiter gezeichnete Bahn erhalten bleibt. Es gelang uns zwar nicht, das Bestehen dieser Ringbildung bei *Tropidonotus* direkt nachzuweisen; offenbar erhält sie sich eben nur ganz kurze Zeit; doch fand sich ein Stadium mit dieser Ringbildung bei *Lacerta*.

Ein ähnlicher Vorgang findet jetzt auch in der Gegend des Hörbläschens statt. Lateral von diesem und dem Facialis entsteht eine Venenbahn, die vor dem Nerven aus der Cardinalvene abgeht und hinter dem Hörbläschen wieder in dieselbe zurückkehrt. Die so entstandene Veneninsel wird dann noch durch eine Queranastomose in zwei Unterabtheilungen getheilt, von denen die eine den Facialis, die andere das Hörbläschen umfasst. Im Schema Fig. 1 ist dieses Verhältnis deutlich zu erkennen; nur hat man im Auge zu behalten, dass von der starken lateral gelegenen, longitudinal verlaufenden Vene des Kopfes (dort *V. capitis lateralis*, *v.c.l.*, genannt; die Erklärung des Namens weiter unten) eben erst das den beschriebenen Venenringen entsprechende Stück gebildet ist. Noch besser aber kann man die Ringbildungen an den beiden abgebildeten Querschnitten (Fig. 3 und 4) erkennen. Dieselben stammen von einem Embryo (Serie XXI), der um ein Weniges jünger ist als der der Fig. 6 (Serie XI)<sup>1</sup>; er besitzt auch bereits vier Aortenbogen, doch ist der vierte noch sehr schwach. An dem weiter cranialwärts gelegenen Querschnitte (Fig. 3) sieht man, dass die *V. cardinalis* (*v.ca.*) mit ihrem Endothel dem Hirnrohre unmittelbar anliegt, also auch medial vom Facialis und dem Hörbläschen verläuft; lateral von

<sup>1</sup> Siehe pag. 296.

diesen beiden Gebilden befindet sich aber auch ein Gefäß, das kopfwärts und schwanzwärts mit der Cardinalvene verbunden ist (mit *v.c.l.* bezeichnet). Es ist dies wieder ein Theilstück der *V. capitis lateralis*. Der Glossopharyngeus liegt noch lateral von der Vene. Die vorhin erwähnte Queranastomose zwischen Labyrinthbläschen und Facialis findet sich erst auf weiter caudalwärts gelegenen Schnitten; so auf dem in Fig. 4 abgebildeten auf der rechten Körperseite des Embryo, wo dieser Anastomose die mit *Qu.* bezeichnete Gefäßstrecke entspricht. Allerdings ist hier der Querschnitt des Facialis allein in einer Veneninsel zu sehen, da der Schnitt das Hörbläschen nicht mehr trifft. Lateral vom Facialis liegt wieder die *V. capitis lateralis* (*v.c.l.*), medial die Cardinalvene (*v.ca.*); diese ist übrigens auf dem Schnitte zweimal getroffen, da sie gerade unter dem Labyrinthbläschen einen ventralwärts konvexen Bogen zu machen gezwungen ist<sup>1</sup>.

Von den beschriebenen Venenringen obliterirt binnen kurzer Zeit der mediale Abschnitt, also die primäre Blutbahn, die *V. cardinalis*. Was allein übrig bleibt und bedeutende Stärke erlangt, ist das laterale Gefäß. Ein ähnlicher Process wie beim Facialis und dem Hörbläschen wiederholt sich aber auch noch bei den weiter caudal gelegenen Hirnnerven, so dass schließlich das gesammte Blut des Kopfes eine successive entstandene neue Vene zum Abflusse benutzt, die wir wegen ihrer topographischen Beziehungen als *V. capitis lateralis* bezeichnen. — Sehen wir nun zu, in welcher Reihenfolge und in welchen Entwicklungsstadien die einzelnen Abschnitte dieser Vene entstehen. Der Embryo der Fig. 6, Serie XI, weist darin schon einen Fortschritt auf gegenüber dem der Serie XXI, von welchem die so eben beschriebenen Querschnitte stammen. Wir finden bei diesem Embryo vier Aortenbogen in Funktion. Das Nervensystem hat gegenüber dem Embryo der Fig. 5 bedeutende Fortschritte gemacht. Der erste Ast des Trigeminus, dessen Ganglion sich aus der gemeinsamen Anlage der drei Äste differenzirt hat, ist bereits zu ziemlich hoher Entwicklung gelangt. Man erkennt an ihm schon

<sup>1</sup> Wie in Fig. 3 und 4 ersichtlich ist, sind die Gebilde, die in den beschriebenen Venenringen liegen, vielfach direkt mit dem Venenendothel in Berührung; größere Mesodermmassen werden nirgends mit eingeschlossen. So ist es auch mit den anderen Hirnnerven, so weit sie in Veneninseln aufgenommen werden. Dies ist die Erscheinung, deren Analogon beim Hühnchen KASTSCHENKO (S.) veranlasst hat, von einem Durchschnittenwerden der Vene durch den Nerven zu sprechen.

einen cranialwärts gerichteten Seitenast, den späteren N. frontalis (*n.f.*)<sup>1</sup>; die Fortsetzung des Hauptstammes wird später zum N. nasociliaris (*n.n.c.*). Der zweite und dritte Ast des Trigeminus sind als zwei kurze hinter einander liegende Vorsprünge ihres gemeinsamen Ganglion zu unterscheiden<sup>2</sup>. Nervenfasern sind nur im Gebiete des ersten Astes nachweisbar. Facialis und Glossopharyngeus gelangen in geradem Verlaufe zu ihren Kiemenbögen. Der Glossopharyngeus ist zu dieser Zeit mit dem Theile der Ganglienleiste, aus welcher der Vagus sich erst entwickeln soll, durch eine starke Kommissur verbunden (*co.X*); BÉRANECK (2), der dieselbe bei Reptilien (*Lacerta*) zuerst gesehen hat und von ihr als »bande nerveuse« spricht, homologisirt sie der dorsalen Vaguskommissur der Selachier (BALFOUR [1]). Nach CHIARUGI (5) ist sie eine Fortsetzung des N. accessorius bis zum Glossopharyngeus.

Durch die Vereinigung der V. cerebralis anterior (*v.ce.a.*), welche bereits lateral vom ersten Aste des Trigeminus liegt, und der V. orbitalis inferior (*v.o.i.*) entsteht, wie schon erwähnt, beim Embryo der Fig. 6 die Cardinalvene. Sie liegt dann medial von den Anlagen des zweiten und dritten Astes des Trigeminus. Der Facialis ist noch in einen Venenring aufgenommen; das Stück der Cardinalvene aber, das medial vom Hörbläschen lag, ist obliterirt und durch das entsprechende Theilstück der V. capitis lateralis ersetzt. Glossopharyngeus und Vaguskommissur liegen aber wieder lateral von der Vene.

Die beim Embryo der Fig. 5 erwähnte, dorsal gerichtete leichte Ausbuchtung der Cardinalvene ist in Fig. 6 schon deutlicher; sie ist die Anlage der V. cerebralis media (*v.ce.m.*), eines Gefäßes, das später Blut vom caudalen Abschnitte des Mittelhirndaches und vom proximalen Theile des Hinterhirndaches bezieht.

Caudal vom Labyrinthbläschen sehen wir bei jungen Embryonen, und besonders deutlich in diesem Stadium, eine Anschwellung der Cardinalvene, von RATHKE als Bulbus v. jugularis bezeichnet. Doch ist die plötzliche Erweiterung der Vene hinter dem Hörbläschen wohl daraus zu erklären, dass ihre Entfaltung, die cranial von dieser Stelle durch das Labyrinthbläschen sehr beschränkt wird, hier unge-

<sup>1</sup> Die Namen der Nerven werden, so weit möglich, nach HOFFMANN (4) angegeben.

<sup>2</sup> BÉRANECK (2) erwähnt, dass bei *Lacerta* der zweite Ast später als der dritte, wie ein Seitenzweig desselben, entstehe. Wir fanden diese Angabe bei *Lacerta* bestätigt; bei *Tropidonotus* erscheinen beide Äste gleichzeitig und sind auch Anfangs gleich stark.



hindert ist. Diese Erweiterung als eine in die Venenbahn eingeschaltete besondere Bildung, als Bulbus v. jugularis zu beschreiben, dürfte wohl nicht gerechtfertigt sein.

Der nächstältere abgebildete Embryo (Serie VIII, Fig. 7) hat wieder einige Veränderungen in den Gefäßverhältnissen aufzuweisen. Der erste Aortenbogen ist obliteriert, der sechste erscheint schon als schwaches Gefäß<sup>1</sup>. Als Rest des ventralen Abschnittes des ersten Bogens erscheint die spätere A. lingualis (A. carotis ventralis, *a.l.*).

Bei diesem Embryo ist bereits der Oculomotorius zu sehen; er verläuft von der Gehirnbasis, und zwar von der Konkavität der Scheitelkrümmung, medial vom ersten Aste des Trigeminus gegen das Auge. Nach der Kreuzung mit dem Trigeminus zeigt er eine Anschwellung, die möglicherweise zur Bildung des Ganglion ciliare in Beziehung steht. Er liegt von vorn herein medial von der Cardinalvene. An der Ausbildung des fünften, siebenten und neunten Hirnnerven hat sich noch nicht viel geändert. Nur die Vaguskommissur des Glossopharyngeus ist bereits schwächer als beim Embryo der Fig. 6. Dagegen ist jetzt auch der Vagus selbst nachzuweisen; er entspringt mit einer ziemlich großen Anzahl schwacher, in einer Reihe aus dem Hirnrohre austretender Wurzelbündel. Auch er wendet sich ventralwärts und kreuzt dabei die Cardinalvene an ihrer lateralen Seite. Im Bereiche des Glossopharyngeus ist diese aber bereits verschwunden und wieder durch ein Theilstück der V. capitis lateralis ersetzt, während die Vaguskommissur noch zwischen beiden Gefäßen in eine Insel aufgenommen ist. Da die beim Embryo der Fig. 6 noch bestehende Ringbildung um den Facialis durch Obliteration ihres medialen Abschnittes bereits geschwunden ist, so ist von der Einmündung der hier schon deutlich unterscheidbaren V. cerebialis media (*v.cc.m.*) bis zum Vagus exkl. die Bildung der V. capitis lateralis erfolgt.

Beim Embryo der Fig. 7 ist ferner die ventral vom Auge verlaufende V. orbitalis inferior (*v.o.i.*) bereits weiter entwickelt; der zweite, stärkere Wurzelzweig der Cardinalvene, die V. cerebialis anterior (*v.cc.a.*), die nahe am Auge vorbeiläuft und wohl auch aus diesem Blut aufnimmt, entspringt mit zwei Zweigen, einem vorderen und einem hinteren, vom Zwischenhirndache.

Das so eben beschriebene Stadium fällt ungefähr an das Ende

<sup>1</sup> Der fünfte Aortenbogen ist nicht vorhanden. Ob er schon verschwunden oder noch nicht gebildet ist, vermögen wir nicht zu entscheiden.

der von RATHKE angenommenen ersten Periode. Wir finden nun bei RATHKE (11)<sup>1</sup> für solche Stadien eine ziemlich ausführliche Darstellung der Venenverhältnisse; dieselbe weicht aber nicht unwesentlich von der vorstehend gegebenen Beschreibung ab. RATHKE spricht, wie ja bereits erwähnt, von einer V. facialis und cerebralis, von welchen Gefäßen jedes aus zwei Hauptästen entstehen soll, deren je einer immer caudal, der andere ventral vom Auge zu liegen hätte; nur sollen die Wurzelzweige der V. facialis, die nach RATHKE's Abbildungen (Taf. V Fig. 2) ähnliche Verlaufsrichtungen besitzen wie die der V. cerebralis (Taf. V Fig. 16), oberflächlicher liegen als die der letzteren. Gehirn- und Gesichtsvene sollen sich dann »vor der Ohrkapsel« zur Jugularvene verbinden. Wir haben aber in solchen Stadien nur zwei Wurzelzweige der Cardinalvene, und von der Vereinigung dieser Wurzeln an bis zum Labyrinthbläschen, also medial vom zweiten und dritten Trigeminasste, eben nur die Cardinalvene gefunden. Es entspricht unsere V. cerebralis anterior offenbar dem Gefäße, das RATHKE Anlage des Sinus transversus nennt, unsere V. orbitalis inferior den nach RATHKE ventral vom Auge verlaufenden Gefäßen. Unsere V. cerebralis media hat RATHKE als Sinus petrosus bezeichnet. Wie RATHKE zur Annahme einer Trennung von Gesichts- und Hirnvenen gelangte, ist uns nicht recht verständlich. Dass vielleicht ein Rückschluss aus den Venenverhältnissen späterer Stadien mitgewirkt haben mag, werden wir an entsprechender Stelle (pag. 309) darzulegen versuchen.

Gehen wir nun in der Betrachtung der Entwicklungsvorgänge im Venensystem weiter, so finden wir, dass zunächst ein gewisser Stillstand eintritt. Bei einem Embryo aus der zweiten Periode RATHKE's befindet sich das Venensystem des Kopfes im Wesentlichen auf einer ähnlichen Entwicklungsstufe wie beim Embryo der Fig. 7. Immerhin dürfte es von Vortheil sein, wegen der Klarheit der Verzweigung und der topographischen Beziehungen der Venen einen solchen Embryo (Serie X, Fig. 8, Kopflänge bis zur Nackenbeuge 5 mm), bei welchem nur mehr die erste Kiemenspalte durchgängig ist, etwas eingehender zu betrachten. Wesentlich größer als die bisher beschriebenen Embryonen, hat dieser Embryo auch einen bedeutenden Fortschritt in der Ausbildung von Arterien, Gehirn und Nerven gemacht.

<sup>1</sup> Dieselben Angaben hat RATHKE auch in einer anderen Schrift (10) gemacht.

Die dorsalen Aortenwurzeln entstehen hier nur mehr aus dem Zusammenflusse der vierten und sechsten Aortenbogen. Die Hirncarotiden (*Carotides dorsales, a.c.*) entsenden einen dem Gehirne anliegenden Zweig nach vorn und setzen sich, der Konkavität der Scheitelkrümmung folgend, an der Hirnbasis bis zum Rückenmark caudalwärts fort, ohne aber noch zu einer *A. basilaris* zu verschmelzen. Die *A. lingualis* (*A. carotis ventralis, a.l.*) hat sich beträchtlich verlängert. Die Hirnnerven sind sämtlich gebildet. Der Olfactorius zieht in zwei Hauptbündeln einerseits zum Nasengang, andererseits zum JACOBSON'schen Organ. In der Wand des Augenblasenstieles verläuft bereits eine große Zahl von Nervenfasern; der Hohlraum des Stieles ist auf eine schmale, im Querschnitte halbmondförmige Spalte beschränkt. Die fötale Augenspalte ist in ihrem lateralen Theile vollständig verschwunden; durch den medialen Theil ist bereits der Pecten in den Hohlraum des Auges eingewachsen. Das ganze Auge hat eine relativ bedeutende Größe erreicht. Die Augenmuskelnerven sind gebildet; dem Oculomotorius liegt das Ganglion ciliare (*g.c.*) dicht an. Das Ganglion Gasseri zerfällt sehr deutlich in zwei Theile, in ein spindelförmiges Ganglion für den ersten Ast, der selbst wieder in einen Ramus frontalis (*n.f.*) und nasociliaris (*n.n.c.*) sich theilt, und in ein langgestrecktes, lateral verlaufendes Ganglion, welches zuerst den dritten, dann den zweiten Ast abgiebt. Der zweite Ast hat schon einen eigenen Ramus sphenopalatinus (*r.s.p.*), in dessen Verlaufe ein Ganglion aber noch nicht nachzuweisen ist. Der Facialis, dessen Ganglion dem des Trigemini bereits sehr nahe liegt, zerfällt in einen vorderen Ast, Ramus Vidianus (*n.V.*), und einen hinteren, der sich in einen Ast für den Hyoidbogen theilt, Ramus hyoideomandibularis (WIEDERSHEIM [16]), und in einen starken Ast, der weiter caudalwärts wächst, um sich in einem späteren Entwicklungsstadium mit dem Glossopharyngeus zu verbinden. Es ist dies die Anlage der JACOBSON'schen Anastomose (*an.J.*). Der Glossopharyngeus hat seine Kommissur zum Vagus verloren. Er besitzt in einiger Entfernung von seinem Ursprunge ein Ganglion und endet im Mesoderm des Mundhöhlenbodens. Die Wurzeln des Vagus, die in einer ziemlich langen Reihe aus der Medulla oblongata austreten, reichen bis zum Rückenmark herab, umfassen also auch die dem *N. accessorius* entsprechenden Fasern. CHIRUGI (5 und 6) leitet sie von dorsalen Wurzeln dreier Nn. occipitales und der drei ersten Nn. cervicales ab, deren Kommissur dann den aufsteigenden Stamm des Accessorius vorstellt. Ursprünglich ging diese Kommissur bis

zum Glossopharyngeus als (dorsale) Vaguskommissur desselben (wie in Fig. 6 und 7). Ganz richtig bemerkt CHIARUGI, dass die Fasern des Accessorius sich sämtlich mit dem Hauptstamme des Vagus verbinden, dass also bei den Schlangen nur ein *N. accessorius cerebialis*, oder wie CHIARUGI sich ausdrückt, ein »*accessorio del vago*« vorhanden ist. Der Hypoglossus, der hier auch schon gebildet ist, entsteht aus zwei Wurzeln; die eine entspringt ziemlich genau ventral vom Vagus, die andere weiter caudalwärts. Beide Wurzeln entstehen wieder aus der Vereinigung mehrerer Wurzelbündel, ein Verhalten, das CHIARUGI (5 und 6) als Abstammung des Nerven aus ventralen Wurzeln mehrerer (bis fünf) *Nn. occipitales* deutet. Unsere Schnittbilder zeigten namentlich die Zusammenfassung dieser Bündel in zwei Wurzeln sehr deutlich. Diese verlaufen neben einander ventralwärts und vereinigen sich erst in einiger Entfernung vom Gehirn zu einem Stamme, der die Cardinalvene und den Vagus von rückwärts umgreift, um an deren lateraler Seite vorbei in den Boden der Mundhöhle einzutreten.

Der mächtigste Wurzelzweig der Cardinalvene in früheren Stadien, die *V. cerebialis anterior (v.ce.a.)*, ist auch hier ein starkes Gefäß. Es entspringt mit je einem Aste vor und hinter der Zirbeldrüse (*gl.pin.*), verläuft an der Seitenwand des Mittelhirns herab und legt sich an das sehr groß gewordene Auge an; ja das Gefäß wird sogar vom Auge verdeckt (*Au.* ist in Fig. 8 der Kontour des Auges), während es früher in geringer Entfernung caudal von diesem verlief. Es nimmt auch Zuflüsse aus dem Auge auf (bei *Au.*, Augenvene), erweitert sich sinusartig und verbindet sich mit der sehr stark entwickelten *V. orbitalis inferior (v.o.i.)*, die, in ihrem proximalen Theile gleichfalls sinusartig erweitert, fast in ihrem ganzen Verlaufe medial vom Auge liegt. Die durch Vereinigung der genannten Stämme gebildete Cardinalvene verläuft medial vom zweiten und dritten Aste des Trigeminus und nimmt caudal von diesen die an der Seitenfläche des Hinterhirnes verlaufende *V. cerebialis media (v.ce.m.)*, vorläufig noch ein verhältnismäßig unbedeutendes Gefäß, auf. Den mit der Einmündung der *V. cerebialis media* beginnenden Abschnitt der Kopfvene, der lateral vom Facialis, Labyrinthbläschen, Glossopharyngeus und Vagus<sup>1</sup> liegt, haben wir wieder als *V. capitis lateralis* aufzufassen. Caudal vom Vagus verläuft die Vene in dorsalwärts

<sup>1</sup> Der Vagus ist, wie die anderen Hirnnerven, zunächst in einen Venenring aufgenommen worden, dessen medialer Theil dann obliterirte.



konvexem Bogen, um dann in geradem Verlaufe zum Hohlvenensinus zu gelangen. In diesem letzteren Abschnitte fließt das Blut wieder in der primären und bis nun allein gebildeten Bahn, in der V. cardinalis, medial vom Hypoglossus. Dieser liegt der Vene an, ja er ist die Ursache einer in der Abbildung deutlich erkennbaren Verengerung derselben. An der Umbiegungsstelle ist die Vene etwas erweitert; hier nimmt sie eine ziemlich schwache Vene auf, die aus zwei Ästen<sup>1</sup> entsteht, von welchen der eine, an den Vagus an dessen caudaler Seite angeschlossen, bis zum Gehirn zu verfolgen ist, während der andere sich etwas weiter caudalwärts im Kopfmesoderm verliert. Dieser letztere ist die Anlage des Gefäßes, das RATHKE als Sinus occipitalis bezeichnet hat, und das wir V. cerebralis posterior (*v.ce.p.*) nennen wollen. Proximal von deren Einmündung wird dann noch eine Vene aus dem Unterkiefer (V. maxillaris inferior, *v.m.i.*) aufgenommen.

Auch für dieses Stadium gilt das vorhin nach Beschreibung des Embryo der Fig. 7 über den Unterschied zwischen unserer und der RATHKE'schen Darstellung Gesagte. Es war nur für RATHKE in diesem Stadium vielleicht noch schwerer, die Verhältnisse richtig zu erkennen, da ein großer Theil der Gefäße von dem mächtig herangewachsenen, tief schwarz pigmentirten Auge verdeckt wird. Übrigens ist selbst in diesem Stadium eine Differenzirung des Mesodermgewebes, welches das Gehirn umgiebt, eine »Schädelkapsel«, die nach RATHKE zwischen Hirn- und Gesichtsvene liegen sollte, noch nicht gebildet.

Im Laufe der dritten Periode vollziehen sich dann die Veränderungen, welche zum definitiven Zustand hinüberleiten. Zu ihrem Verständnisse gelangen wir durch Betrachtung eines Embryo vom Schlusse dieser Periode (Serie XVI, Fig. 9, 7,5 mm Kopflänge). Bei diesem ist die Entwicklung von Arterien und Nerven wohl schon so gut wie abgeschlossen. Dies sehen wir zunächst an der rechten A. carotis communis (*a.c.*), von welcher, wie bei der erwachsenen Natter, nur mehr ein kleiner Rest nachzuweisen ist, der noch ein Stück weit den Vagus begleitet; in ihm ist der Blutstrom aber caudalwärts gerichtet. Der größte Theil des Gefäßes, das Mittelstück, ist bereits

<sup>1</sup> Im Konstruktionsbilde des hier besprochenen Embryo sind die beiden Äste nicht zur Darstellung gelangt, da ihre Bilder fast vollständig von dem des abgebildeten gemeinschaftlichen Stammes gedeckt werden. Der den Vagus begleitende Ast wurde im Schema nicht verzeichnet, um dasselbe nicht zu sehr zu compliciren.

obliterirt. Das Blut muss also der rechten Kopfhälfte auf einem anderen Wege zugeführt werden; es geschieht dies durch die A. occipitalis (*a.o.*), von RATHKE A. vertebralis genannt, die innerhalb des Schädels mit der gleichnamigen Arterie der linken Seite anastomosirt. Die A. occipitalis liegt lateral von Hypoglossus und Vagus und drängt sich dann zwischen diesem und dem Glossopharyngeus durch, um zur A. carotis dorsalis zu gelangen. Diese speist dann die Carotis ventralis (A. lingualis, *a.l.*), welche caudal von der Mündung der A. occipitalis entspringt und das Endstück des Hypoglossus begleitet. Die A. carotis dorsalis verläuft neben der Kopfvene (der V. capitis lateralis). Beim Facialis angelangt, theilt sie sich in eine A. carotis cerebialis (*a.c.c.*) und facialis (*a.c.f.*). Die erste geht zunächst durch den Knochenkanal des N. Vidianus, dann in die Schädelhöhle, wo sie den schon früher bemerkbaren Ast (pag. 300) nach vorn abgiebt, der aber jetzt bis zum Riechlappen reicht. Einen anderen Ast sendet sie an die Seitenfläche des Mittelhirns und einen dritten in den unpaaren Schädelbalken RATHKE's, um schließlich mit der Arterie der anderen Seite zur A. basilaris (*a.b.*) sich zu verbinden. Die Carotis facialis (*a.c.f.*) entsendet zunächst einen Zweig mit dem dritten Aste des Trigeminus zum Unterkiefer (Ramus maxillaris inferior Hofmann [4], *a.m.*), kreuzt dann die V. orbitalis inferior, giebt einen Zweig zum dorsalen Rande des Auges ab und zieht wieder ventralwärts, um mit der Radiation des zweiten Astes des Trigeminus in den Oberkiefer zu verlaufen.

Am Gehirn ist neben der weitgehenden Differenzirung seiner Theile besonders die Streckung seiner Längsachse, also die Ausgleichung der Hirnbeugen, bemerkenswerth. Die Nerven sind bereits hoch entwickelt. (Die Bezeichnungen der Nerven s. auf dem Deckblatte der Fig. 9.) Der Olfactorius (*I*), besteht aus einer sehr großen Zahl von Nervenbündeln, die zum Theile zum Nasengange, zum größten Theile aber zum JACOBSON'schen Organ verlaufen. Der Opticus (*II*) hat seinen Hohlraum verloren. Oculomotorius und Trochlearis (*III* und *IV*) ziehen als ziemlich lange Nerven in die Orbita<sup>1</sup>. Der erste entspringt an der Basis, der andere an der Seitenfläche des Mittelhirns. Der Trigeminus<sup>2</sup> ist reich verzweigt. Es bestehen

<sup>1</sup> Die Einstrahlung der Augenmuskelnerven in ihre Muskeln konnte an dieser Serie nicht genau erkannt werden.

<sup>2</sup> BÉRANECK (2) macht über die Art des Ursprunges des Trigeminus in alten Stadien von *Lacerta* folgende Angaben (pag. 564 ff.): »Le trijumeau . . . présente dans ce stade (Embryo X, 14,5 mm lang ohne Schwanz) deux racines

zwei streng getrennte Wurzeln und zwei Ganglien des Trigeminus. Die eine Wurzel, in der sich keine Ganglienzellen nachweisen lassen, zieht nasalwärts zum spindelförmigen Ganglion des ersten Astes, die andere, die weiter lateral und etwas dorsal von der ersten vom Gehirn abgeht, trifft sofort auf das Ganglion des zweiten und dritten Astes, welches dem Gehirn anliegt. Die Wurzelfasern liegen theils ventral von diesem Ganglion, theils durchsetzen sie dasselbe in seiner Mitte und theilen es dadurch in eine caudale und eine craniale Hälfte. Die aus dem Gehirn austretenden Faserbündel setzen dann den dritten Ast zusammen, dem auch die caudal gelegenen Ganglienzellen angehören, während aus den cranialen Zellen die Fasern des zweiten Astes entspringen. Der erste Ast theilt sich sehr bald in einen Ramus frontalis (*n.f.*) und nasociliaris (*n.n.c.*). Der erstere verläuft am Orbitaldache, der zweite an der medialen Wand der Orbita, geht lateral von der Ausbreitung des Olfactorius nach vorn und theilt sich in einen Zweig für den Nasenrücken und einen anderen für die Schnauzenspitze. Der zweite Ast ( $V_2$ ) sendet einen Hautast nach außen<sup>1</sup>, dann einen zweiten längs der Außenseite des Oberkiefers nach vorn und einen dritten zum Ganglion sphenopalatinum (*g.s.p.*). Dieses schickt Zweige nach abwärts und nach vorn. In dem letzteren am Auge hin verlaufenden Aste sind neuerdings zwei kleine Ganglien eingeschaltet. Der dritte Ast ( $V_3$ ) entsendet Zweige nach vorn und nach rückwärts zu den Kaumuskeln und verzweigt sich im Unterkiefer (*N. mandibularis*). Der Abducens entspringt an der

---

dont l'une est plus ventrale, l'autre plus dorsale. . . . Ces fibres (de la racine ventrale) s'écartent bientôt de celles de la racine dorsale. . . . La racine ventrale . . . constitue la branche maxillaire inférieure. Il est cependant intéressant de constater que ce nerf maxillaire inférieur de la cinquième paire ne comprend pas uniquement les fibres partant de la racine ventrale, mais qu'il est en partie formé de fibres partant du ganglion de GASSER et qui sont . . . en relation avec celles de la racine dorsale aboutissant à ce ganglion. . . . À côté de ces fibres . . . le ganglion de GASSER donne naissance à un autre faisceau de fibres qui sort de sa partie supérieure. Ce faisceau est la branche maxillaire supérieure. . . . La troisième . . . ou branche ophthalmique . . . paraît partir non du ganglion de GASSER même, . . . mais directement de la racine dorsale. Sur des coupes transversales on voit une partie des fibres de la racine dorsale se recourber avant d'atteindre le ganglion et se diriger en avant. Après un court trajet elles rencontrent un petit ganglion.» Unsere Beobachtungen an *Tropidonotus*, die übrigen mit denen an *Lacerta* in diesem Punkte vollständig übereinstimmen, weichen hiervon nicht unwesentlich ab. Siehe oben.

<sup>1</sup> Derselbe ist in Fig. 5 nicht dargestellt. Er zweigt vom Hauptstamme ab, bald nachdem dieser von der *A. carotis facialis* gekreuzt wurde.



Gehirnbasis, ventral und medial vom Ursprunge des Trigemini, verläuft dann cranial- und dorsalwärts, geht medial am ersten Trigeminiaste vorbei und begleitet auf einer kurzen Strecke den N. frontalis. Das Ganglion des Facialis liegt jetzt mit seinem peripheren Theile dem des Trigemini vollständig an; von der medialen Seite her schiebt sich ein Knorpelblatt ein Stück weit zwischen die beiden. Der Facialis theilt sich wieder in den N. Vidianus (*n. Vid.*), der in das Ganglion sphenopalatinum eingeht, und in einen hinteren Ast, der motorische Fasern für verschiedene Muskelgruppen führt. Mächtig ist die JACOBSON'sche Anastomose (*an.J.*), die, von diesem hinteren Aste abzweigend, zum Glossopharyngeus zieht und in das Ganglion petrosum, nachdem sie schon vorher von Ganglienzellen durchsetzt wurde, sich einsenkt. Der Glossopharyngeus entspringt wieder medial vom Gehörorgan; noch innerhalb des Schädels finden sich, in den Nerven eingeschaltet, größere Gruppen von Ganglienzellen (Ganglion superius n. glossopharyngei, *g.s.IX*). Der Nerv tritt dann in das Ganglion petrosum (Ganglion inferius n. glossopharyngei, *g.i.IX*) ein und geht, durch Facialisfasern verstärkt, in den Mundhöhlenboden. Der Vagus besitzt schon innerhalb der Schädelhöhle ein ziemlich großes Ganglion (Ganglion superius n. vagi, *g.s.X*). Seine Fasern schließen sich beim Austritte aus dem Schädel denen des Glossopharyngeus so innig an, dass an Sagittalschnitten eine Grenze kaum anzugeben ist. Außerhalb des Schädels findet sich neuerdings ein Ganglion (Ganglion inferius n. vagi, *g.i.X*), das kleiner ist als das intracranielle<sup>1</sup>. Aus dem außerhalb des Schädels gelegenen Ganglion entspringt ein (in der Figur nicht angegebener) Ast, der an der Hinterwand des Pharynx verläuft. Bevor der Vagus den Aortenbogen kreuzt, bildet er neuerdings ein Ganglion. Einen N. accessorius nachzuweisen, gelang bei diesem Embryo nicht. Die zwei Wurzeln des Hypoglossus, die wir schon beim Embryo der Fig. 8 konstatiren konnten, treten jetzt durch verschiedene Kanäle des Primordialcraniums aus (als Radix anterior und posterior n. hypoglossi, *r.a.XII* und *r.p.XII*). Die vordere Wurzel, die aus mehreren (etwa vier) Wurzelbündeln entsteht, ist stärker als die hintere; sie tritt genau ventral vom intracraniellen Vagusganglion aus. Die hintere Wurzel entsteht gleichfalls aus mehreren Wurzelfäden. Beide

<sup>1</sup> Diese beiden Ganglien entsprechen offenbar dem Ganglion radialis und trunci n. vagi bei HOFFMANN (4). Über die Ganglien des Glossopharyngeus macht derselbe keine Angaben.



Wurzeln vereinigen sich caudal vom extracraniellen Vagusganglion, umgreifen lateral den Vagus und die Carotis und ziehen zur Zunge<sup>1</sup>.

Die Cardinalvene ist im Bereiche der beiden hinteren Trigeminusäste und des Hypoglossus durch weitere Theilstücke der *V. capitis lateralis* ersetzt worden. Dieser Ersatz erfolgt zunächst im Gebiete des Hypoglossus, zu einer Zeit, da die Zellen des Mesoderms an den Stellen, wo Knorpel gebildet werden soll, sich dichter zu gruppieren beginnen; im Trigeminusgebiete findet dieser Vorgang später, aber immer noch vor der Differenzirung dieser Mesodermzellen zu Knorpelzellen statt<sup>2</sup>.

Das orbitale Venensystem hat bedeutende Fortschritte in der Entwicklung gemacht. Die dem Auge ventral anliegende *V. orbitalis inferior* (*v.o.i.*) ist zu einem bedeutenden Sinus herangewachsen, der jetzt vom Sehnerveneintritte bis fast an die Cornea reicht, also fast die ganze ventrale und caudale Fläche des Bulbus deckt.

Lateral vom Äquator des Auges entspringt aus diesem Sinus die *V. capitis lateralis* (*v.c.l.*), medial von demselben münden, wie noch zu besprechen, Hirnvenen.

Caudal vom Hypoglossus finden wir die Vene an der Stelle ihres ersten Auftretens, medial von den Cervicalnerven, mit dem Vagus und dem Reste der Carotis verlaufend. Sie entspricht also hier der Cardinalvene.

Um den Blutabfluss aus dem Gehirn zu vermitteln, haben sich in der Medianebene verlaufende Venen gebildet, deren Entstehung durch Verschmelzung paariger Venen und durch Ausweitung kapillarer Anastomosen RATHKE ausführlich schildert. Er nennt sie Sinus longitudinalis und perpendicularis; wir wollen aber lieber die Frage der Homologie offen lassen und das gesammte Längsgefäß *V. longitudinalis cerebri* nennen. Diese zerfällt naturgemäß in drei Theile. Der erste, die *V. longitudinalis prosencephali* (*v.l.p.*), beginnt zwischen den Riechlappen und reicht bis zur Epiphyse, zum Abgange der *V.*

<sup>1</sup> Nach C. VOGT (15), dessen Angaben HOFFMANN (4) citirt, entspringt der Hypoglossus bei *Python tigris* nur mit einer Wurzel, verbindet sich aber, an den Vagus herangetreten, mit einem Aste desselben, »der sogar weit dicker ist als die Gehirnwurzel« des Hypoglossus. Zweifellos ist aber dieser Ast des Vagus nichts Anderes als die vordere Wurzel des Hypoglossus.

<sup>2</sup> Bevor die Cardinalvene im Trigeminusgebiete obliterirt, wird sie bis in das Dach der Mundhöhle abgedrängt, wo ihre Lage dann vollständig mit der bei *Lacerta* (pag. 315 und 316) übereinstimmt, so weit sich dies eben mit Rücksicht auf die ja noch kaum angedeutete Skeetanlage bestimmen lässt.

cerebralis anterior; der zweite, die *V. longitudinalis mesencephali* (*v.l.m.*), liegt dorsal vom Mittelhirn und reicht bis zum Abgange der *V. cerebralis media*; der dritte, die *V. longitudinalis epencephali* (*v.l.e.*), theilt sich schließlich in die beiden *Vv. cerebrales posteriores* (siehe auch das Schema).

Die *V. cerebralis anterior* (*v.ce.a.*) liegt jetzt scheinbar ganz anders als früher (Embryo der Fig. 8). Sie verläuft von der Epiphyse (*gl.pin.*) am konvexen Rande der Hemisphäre ventralwärts, liegt eine Strecke weit dem Trochlearis von außen an, während ihre Richtung früher (Fig. 8) auf der des Nerven senkrecht stand, kreuzt den Oculomotorius und den ersten Ast des Trigemini an deren lateraler Seite und vereinigt sich mit einem von der *V. cerebralis media* herkommenden Gefäße (in Fig. 9 und im Schema Fig. 1 mit *s.V.*, sekundäre Verbindung, bezeichnet), um in den orbitalen Sinus zu münden. Unverkennbar hat die Vene hier denselben Ursprung und dieselbe Beziehung zu Gehirn und Orbitalvene, wie im Stadium der Fig. 8. Was sich sehr auffallend geändert hat, ist ihre Topographie zum Auge und ihre Verlaufsrichtung, verglichen mit der der Hirnnerven. Diese Änderung ist eine allmählich entstandene; sie beruht theils auf einer wirklichen Verschiebung der Vene caudalwärts, bedingt durch die nach hinten sich wölbenden Hemisphären, theils auf einer Verschiebung des Auges gegen das Gehirn. Denn durch die Ausgleicheung der Hirnbeugen ist das Auge, das früher (Fig. 8) caudal vom Großhirn lag, an dessen ventrale und nasale Seite gelangt. So ist es erklärlich, dass die *V. cerebralis anterior*, die früher theilweise vom Auge verdeckt wurde, jetzt ziemlich weit caudal von demselben liegt. Das Blut, das sie früher (bei *Av.* in Fig. 8) aus dem Auge aufnahm, ist in Folge dessen jetzt gezwungen, eine eigene neu entstandene Vene zum Abflusse in die *V. orbitalis inferior* zu benutzen. Diese in Fig. 9 und im Schema Fig. 1 abgebildete Vene können wir als *V. orbitalis superior* (*v.o.s.*) bezeichnen. Aus Fig. 9 ist auch zu ersehen, dass der mittlere Theil der *V. cerebralis anterior* bereits schwächer ist als der übrige. Wie nämlich schon RATHKE gesehen hat, obliterirt das Gefäß später in der Mitte, und nur die Enden bleiben als Hirnvenen erhalten.

Die *V. cerebralis media* (*v.ce.m.*), in diesem Stadium die Hauptvene des Gehirns, entspringt in der Gegend der Kleinhirnanlage aus der *V. longitudinalis cerebri*, nimmt nahe ihrem Ursprunge eine größere Hautvene vom Nacken auf (in Fig. 9 mit *v.cu.*, *V. cutanea*, bezeichnet), läuft dorsal vom Ganglion des zweiten und dritten

Trigeminusastes vorbei und theilt sich in zwei Arme, von welchen der stärkere sich um den zweiten Trigeminusast an dessen medialer Seite herumschlingt, zwischen den hinteren Trigeminusästen den Schädel verlässt und an der mit + bezeichneten Stelle in die V. capitis lateralis mündet, während der schwächere, der in der Fig. 9 mit s. V., sekundäre Verbindung, bezeichnet ist, intracraniell zur V. cerebialis anterior verläuft, um mit dieser vereint in den orbitalen Venensinus abzufließen. Früher (Fig. 7 und 8) mündete die Vene zwischen Trigeminus und Facialis in das Hauptgefäß des Kopfes; jetzt geschieht dies im Wesentlichen cranial vom hinteren Trigeminusganglion, und außerdem in der Orbita. Diese Erscheinung erklärt sich in der Weise, dass die Annäherung der Ganglien des Trigeminus und Facialis, wie schon vorhin bei der Darstellung der Nervenverhältnisse erwähnt wurde, immer weitere Fortschritte macht und dadurch der zwischen diesen Ganglien für die Vene verfügbare Raum immer mehr eingeschränkt wird; daher sprosst zunächst dorsal vom Trigeminus aus der V. cerebialis media ein Seitenzweig hervor, der dorsal vom Ganglion des ersten Astes verläuft und sich mit der V. cerebialis anterior unweit von deren Vereinigung mit der V. orbitalis inferior verbindet. Wenn endlich das Venenstück zwischen den erwähnten Ganglien (v. V. und VII) vollständig zur Obliteration gelangt, so bildet sich zum Ersatze die Vene, welche zwischen den hinteren Trigeminusästen nach außen dringt. Man kann sie als V. cerebialis media secundaria (*v.ce.m.sec.*) bezeichnen.

Die V. cerebialis posterior (*v.ce.p.*) endlich bildet die Fortsetzung der V. longitudinalis cerebri (*epencephali*). Sie verlässt den Schädel durch das Hinterhauptsloch, nimmt eine kleine, mit der hinteren Wurzel des Hypoglossus verlaufende Hirnvene auf, kreuzt den Hypoglossus und tritt in die V. capitis lateralis ein. Der beim Embryo der Fig. 8 erwähnte Zweig, der den Vagus bis zum Gehirn begleitet, ist nur so lange nachzuweisen, als das knorpelige Primordialcranium noch fehlt; mit dem Auftreten desselben verschwindet das Gefäß, und das früher diesem und der V. cerebialis posterior gemeinschaftlich angehörende Endstück, das in die V. capitis lateralis mündet, ist jetzt gänzlich in der hinteren Hirnvene aufgegangen.

Endlich wäre noch bei der Darstellung der Hirnvenen eines Gefäßes zu gedenken, das bei dem Embryo der Fig. 9 nur auf einer Seite, der nicht konstruirten linken, sich verfolgen ließ, aber bei anderen Embryonen und beim erwachsenen Thiere beiderseits auftritt. Zuerst zu einer Zeit nachweisbar, wo die Knorpelanlagen

als dichtere Zellhaufen vom übrigen Mesoderm sich zu differenzieren beginnen, verläuft es von der Hypophyse zur V. cerebralis anterior, in die es nahe ihrer Verbindung mit der V. orbitalis inferior eintritt. Später mündet an derselben Stelle auch die sekundäre Verbindung zwischen V. cerebralis media und anterior. Ähnlich ist der Verlauf beim Embryo der Fig. 9, nur mündet das Gefäß jetzt etwas proximal von der erwähnten sekundären Verbindung. Dass in diesem Gefäße der von RATHKE beschriebene Sinus cavernosus zu sehen ist, ist möglich, aber kaum wahrscheinlich. Das Gefäß hat eine so versteckte Lage, dass es am lebenden Thiere kaum zu erkennen sein dürfte; und jedenfalls tritt es erst viel später auf, als RATHKE glaubte.

Schließlich nimmt noch der Halstheil der Cardinalvene zwei Gefäße aus dem Gesichtstheile des Kopfes auf, eines aus dem Oberkiefer, eines aus dem Unterkiefer (V. maxillaris superior und inferior, *v.m.s.* u. *v.m.i.*). Beide verbinden sich vor ihrer Einmündung zu einem kurzen Stamme. Die Oberkiefervene anastomosirt (bei *An.*) sowohl an der Schnauzenspitze als unter der Hypophyse mit dem entsprechenden Gefäße der Gegenseite.

Für diese Periode macht auch RATHKE ziemlich ausführliche Angaben. Was aber dabei besonders interessant ist, das ist, dass der Embryo der Fig. 9 der RATHKE'schen Ansicht von dem getrennten Vorhandensein einer V. jugularis cerebralis und facialis, einer Ansicht, die er auch für diese Stadien festhält, als Beweismittel dienen könnte, wenn wir nicht in der Lage wären, aus der Entwicklung die Verhältnisse wie oben zu erklären. Denn jetzt verläuft wirklich eine Vene intracraniell zwischen V. cerebralis anterior und media, eben die sekundäre Verbindung (*s.V.*) der beiden; jetzt fließt das Blut des Gehirns wirklich der Hauptsache nach »mit dem N. trigeminus, dicht vor der Ohrkapsel« aus dem Schädelinneren in das Hauptgefäß des Kopfes. Auch ober- und unterhalb des Auges befinden sich Venen, unsere V. orbitalis superior und inferior, deren Abfluss, die V. capitis lateralis, die somit der V. jugularis facialis RATHKE's entsprechen würde, extracraniell liegt. Nur besteht die Verbindung der V. cerebralis anterior mit der V. orbitalis inferior fort, und sind die übrigen Verhältnisse fast durchaus sekundäre, sogar die Annäherung des Trigeminus an das Gehörorgan.

Im Übrigen stimmt unser Befund mit dem RATHKE's vollkommen überein. Die Entstehung der median-sagittalen Sinus, die Verschiebung der V. cerebralis anterior, des RATHKE'schen Sinus transversus, und



ihre spätere Obliteration, ja, wie wir gesehen haben, eigentlich die gesamte Anordnung der Venen solcher Stadien hat RATHKE gekannt.

Beim erwachsenen Thiere unterscheiden sich die Verhältnisse der Venen des Kopfes nur wenig von den so eben beschriebenen (siehe Schema Fig. 1, die nicht schraffirten Gefäße). Die *V. orbitalis inferior*, die schon in dem so eben beschriebenen Stadium als *Sinus orbitalis* bezeichnet werden konnte, ist sehr stark entwickelt. Sie bezieht Blut aus der ganzen Orbita; die in sie einmündende *V. orbitalis superior (v.o.s.)* bildet mit anderen Ästen einen geschlossenen Venenkranz am Rande der Cornea. Der Blutabfluss erfolgt durch die starke *V. capitis lateralis*, die lateral von allen Hirnnerven, nur vom *Os quadratum* und einigen Kaumuskeln gedeckt, caudalwärts verläuft. Von der *V. cereбрalis anterior* hat sich nur das Stück von der Einmündung der sekundären Verbindung mit der *V. cereбрalis media* an erhalten; das Übrige, also die Verbindung mit der dorsalen Längsvene des Gehirns, ist verschwunden. Die *V. cereбрalis media* geht hinter dem Mittelhirn von dieser Längsvene ab, verläuft dann in einer, wie wir gesehen haben, sekundären Bahn (als *V. cereбрalis media secundaria, v.ce.m.sec.*) dorsal vom hinteren Trigeminusganglion und wendet sich, den zweiten Ast von der medialen Seite umgreifend, zwischen den hinteren Trigeminusästen nach außen zur *V. capitis lateralis*; außerdem ist sie mit den Orbitalvenen durch ein ziemlich starkes Gefäß verbunden, das aus der sekundären Verbindung zur *V. cereбрalis anterior* und aus dem Endstücke dieser hervorgegangen ist. Die Grenze dieser beiden Abschnitte lässt sich noch aus ihrer topographischen Beziehung zum ersten Trigeminusaste erschließen. Die genannte sekundäre Verbindung liegt nämlich, wie erwähnt (pag. 308), dorsal von diesem Nerven; die *V. cereбрalis anterior* zieht schon in verhältnismäßig frühen Stadien an der lateralen Seite dieses Nerven vorbei und liegt dann natürlich ventral. Wir finden nun beim erwachsenen Thiere, dass der Anfang der Verbindung zwischen *V. cereбрalis media* und Orbitalvenen dorsal vom genannten Nerven liegt, also der Vene *s.V.* des Schemas entspricht; nach kurzem Verlaufe aber geht das Gefäß, an der lateralen Seite des Nerven vorbei, an dessen ventrale Seite; und in diesem Stücke haben wir einen Rest der *V. cereбрalis anterior* zu erblicken. Derselbe ist verhältnismäßig beträchtlich länger als beim Embryo der Fig. 9; es rührt dies daher, dass das Auge im Verhältnis zum Gehirn noch um ein gutes Stück weiter nasalwärts

gerückt ist, als dies schon bei diesem Embryo der Fall war, so dass auch der Abstand zwischen Auge und Trigeminiursprung verhältnismäßig bedeutend größer geworden ist. In den vorhandenen Rest der *V. cerebialis anterior* mündet wieder die bei Beschreibung des Embryo der Fig. 9 erwähnte Vene, die im Bereiche der Hypophyse entspringt.

Eben so stark wie die *V. cerebialis media* ist jetzt auch die *V. cerebialis posterior*, die einen großen Theil des Blutes des sagittal verlaufenden Blutleiters (der *V. longitudinalis cerebri*) aufnimmt und beim Hinterhauptsloche austritt. Ober- und Unterkiefervene zeigen keine wesentliche Veränderung.

Caudal vom Hypoglossus liegt die Vene wieder medial von den Cervicalnerven. Sie ist also ein direktes Derivat des entsprechenden Abschnittes der Cardinalvene. Dieser Abschnitt ist im Laufe der Entwicklung aus dem caudalen Theile der Cardinalvene junger Embryonen durch Verlängerung desselben allmählich entstanden. Denn bei ganz jungen Embryonen liegt ja das Herz noch theilweise im Kopfgebiete und rückt dann immer weiter caudalwärts; und nach Maßgabe dieser Verschiebung verlängert sich der Halsabschnitt der Cardinalvene. Derselbe verläuft in engem Anschlusse an den Vagus und an die *A. carotis communis*, resp. an deren Reste (auf der rechten Seite). Er ist daher nicht, wie RATHKE glaubte, der *V. jugularis externa*, sondern der *V. jugularis interna* des Menschen gleichzusetzen. Eine äußere Jugularvene besitzen die Schlangen in keinem Stadium.

Im Anschlusse hieran seien noch einige Worte über die Homologisirung der übrigen Gefäße und damit auch gleich die Rechtfertigung unserer Nomenklatur hier angefügt. Der Widerspruch, der im Begriffe »Jugularvene des Kopfes« liegt, wurde schon angedeutet; wir wählten daher für das primitive Gefäß lieber den indifferenten Namen »vordere Cardinalvene«. Der Name der *V. capitis lateralis* dürfte sich durch seine Prägnanz empfehlen<sup>1</sup>. Die Hirnvenen in jungen Stadien, wo eine starre Schädelkapsel noch fehlt, als Sinus zu bezeichnen, ging nicht wohl an. RATHKE selbst spricht daher auch Anfangs von diesen Venen als Anlagen der Sinus. Außerdem hat sich aber durch Vergleichung der Untersuchungen H. SALZER'S

---

<sup>1</sup> Nach unserer Auffassung entspricht aber dieses Gefäß keineswegs der *V. lateralis* im Sinne von HOUSSAY (7). Wir nennen es daher auch nicht *V. lateralis capitis*.

(14) mit den vorliegenden herausgestellt, dass die Bezeichnung des Sinus transversus sich nicht vom Säugethier auf das Reptil übertragen lässt. Denn beim Reptil bezeichnete RATHKE damit eine Vene, welche von der Epiphyse zur Cardinalvene zieht, nämlich unsere V. cerebialis anterior, während der Sinus transversus der Säugethiere nur zum Theile aus dieser Vene hervorgeht. Auch der Sinus petrosus superior der Säugethiere ist unserer V. cerebialis media nicht homolog. Denn der Sinus petrosus geht nach SALZER (zusammen mit dem Sinus cavernosus) aus einer sekundären Verbindung der Orbitalvenen mit dem Sinus transversus hervor; die V. cerebialis media der Reptilien dagegen ist eine selbständige Hirnvene. Der Name V. cerebialis posterior wurde der Gleichartigkeit der Bezeichnungen wegen angewendet. Übrigens hat schon RATHKE Unterschiede zwischen dieser Vene und dem Sinus occipitalis posterior der Säuger hervorgehoben. Dass wir einen Sinus cavernosus im Sinne RATHKE's bei Tropidonotus in jungen Stadien nicht auffinden konnten, und dass auch in späteren Stadien die Identität des von uns gesehenen basalen Hirngefäßes mit dem von RATHKE beschriebenen zweifelhaft ist, wurde bereits erwähnt. Bei hoch entwickelten Embryonen und erwachsenen Schlangen liegt aber das erhalten gebliebene proximale Ende der V. cerebialis anterior nicht unähnlich dem Sinus cavernosus der Säuger. Doch hat dieser, wie oben erwähnt, nach SALZER (14) eine ganz andere Genese. Der von uns V. longitudinalis mesencephali genannte Gefäßabschnitt endlich kann nicht mit dem Sinus perpendicularis der Säuger, wie dies RATHKE glaubte, verglichen werden, da der betreffende Sinus der Säugethiere in der Tiefe liegt, bedeckt von den Hemisphären, während das Gefäß, das bei Reptilien in der Medianebene auf dem Mittelhirn verläuft, oberflächlich, in der Fortsetzung des zwischen den Hemisphären hinziehenden sagittalen Gefäßes liegt. Ein Homologon der genannten Vene kann bei Säugern wegen der hohen Entwicklung von Kleinhirn und Hemisphären nicht zur Ausbildung kommen.

Die Eidechse (*Lacerta agilis*) zeigt im Wesentlichen mit den bei Tropidonotus festgestellten übereinstimmende Verhältnisse; doch ergeben sich bezüglich mancher Einzelheiten Abweichungen. Diese seien nachstehend an der Hand einer Reihe von Stadien unter Benutzung des für die Eidechse entworfenen Schemas Fig. 2 hervorgehoben.

Ein ziemlich junger Embryo (*Lacerta*, Serie XVIII), etwa in demselben Entwicklungsstadium wie *Tropidonotus*, Serie IX (pag. 292), mit zwei Aortenbogen, unterscheidet sich von dem citirten Natternembryo nur in Folgendem: Aus der Ganglienleiste sind Anlagen von Hirnnerven noch nicht deutlich differenzirt; die Cardinalvene ist als deutliches Gefäß schon an der Seitenfläche des Zwischenhirnes zu erkennen, also etwa da, wo sie auch später durch Vereinigung der vorderen Hirn- und unteren Augenvene entsteht, ohne dass aber diese letzteren jetzt schon gebildet wären. Die mesodermatischen Kopfhöhlen bestehen noch, ja sind bedeutend mächtiger als überhaupt je bei *Tropidonotus*.

Ein etwas älterer Embryo (*Lacerta*, Serie VIII), in der Entwicklung zwischen den in Fig. 5 und 6 abgebildeten Schlangenembryonen stehend, besitzt zwei Trigeminusganglien, ein dem Labyrinthbläschen anliegendes Facialis-Acusticusganglion und ein eben solches, noch sehr kleines Ganglion des Glossopharyngeus. Vom Zwischenhirndache zieht bereits die *V. cerebialis anterior* an der Seitenfläche dieses Hirntheiles herab, nimmt einen Zufluss aus dem Auge auf (im Schema mit *Av.*, Augenvene, bezeichnet) und geht in die Cardinalvene über. Wegen Mangels der *V. orbitalis inferior* lassen sich aber beide Venen noch nicht scharf gegen einander abgrenzen, vielmehr erscheint die Cardinalvene als direkte Fortsetzung der Hirnvene. Diese liegt noch medial vom ersten Aste des Trigeminus, die Cardinalvene medial von den anderen Hirnnerven, den Einziehungen, welche der Faltung des Rautenhirnbodens an der Außenseite entsprechen, angeschmiegt. Vor dem Hörbläschen stellt eine dorsal gerichtete Ausbuchtung der Vene die Anlage der *V. cerebialis media* vor.

Untersuchen wir nun ein Stadium (*Lacerta*, Serie XIII), das ungefähr dem Embryo der Fig. 7 entspricht. Dabei sehen wir aber, dass bei *Lacerta* der zweite Aortenbogen schon zu Grunde gegangen ist, während von der Anlage des fünften und sechsten noch fast nichts zu sehen ist. Die Anlage der *A. basilaris* ist noch paarig. Das Venensystem unterscheidet sich von dem des Schlangenembryo der Fig. 7 zunächst durch stärkere Ausbildung der *V. orbitalis inferior*, die, mit einem rückläufigen Stücke an der medialen Seite des Bulbus, dorsal vom Opticus, beginnt und dann den Opticus in ventralwärts konvexem Bogen umgreift. Die *V. cerebialis anterior* liegt noch immer medial vom ersten Aste des Trigeminus. Im Bereiche des Facialis und Glossopharyngeus und des Labyrinthbläschens ist die Cardinalvene bereits durch die *V. capitis lateralis* ersetzt.



Erst im Laufe der weiteren Entwicklung erfolgt eine Inselbildung der *V. cerebialis anterior* um den ersten Ast des Trigeminus; dann geht der mediale Theil des entstandenen Ringes zu Grunde. Wenn ferner noch das Theilstück der *V. capitis lateralis*, welches im Bereiche des Vagus liegt, ausgebildet ist, dann zeigen Embryonen von *Lacerta* eine sehr weitgehende Ähnlichkeit mit dem Natternembryo der Fig. 8. Bei einem solchen Eidechsenembryo (*Lacerta*, Serie VI, Länge des Kopfes 3,1 mm) ist der sechste Aortenbogen gebildet; die dorsale Anastomose zwischen viertem Aortenbogen und dem Carotisbogen, die auch beim erwachsenen Thiere persistirt, lässt sich sehr schön nachweisen. Der fünfte Bogen ist schon oblitterirt. Die Hirnnerven sind sämmtlich vorhanden, vom Trochlearis allerdings erst ein ganz kurzes Stück. Die Venenverhältnisse unterscheiden sich von denen des abgebildeten Natternembryo bloß dadurch, dass auch lateral vom Hypoglossus das entsprechende Theilstück der *V. capitis lateralis* schon aufgetreten ist, während die Cardinalvene noch besteht, so dass also der Nerv in einer Insel liegt. In den Abschnitt der *V. capitis lateralis*, der dem Vagusgebiete entspricht, ergießt sich eine Vene<sup>1</sup>, die caudal vom Labyrinthbläschen, cranial und etwas lateral vom Vagus verläuft, ohne ihm aber unmittelbar angeschlossen zu sein, und das Blut des seitlichen Kopfmesoderms im Vagusgebiete aufnimmt. Bis an das Gehirn lassen sich ihre Wurzelzweige nicht verfolgen. Trotzdem fungirt das Gefäß später als Hirnvene. Vermuthlich entspricht es dem allerdings an der caudalen Seite dem Vagus angeschlossenen Gefäße, dessen bei der Beschreibung des Schlangenembryo der Fig. 8 gedacht wurde (pag. 302). Die Ähnlichkeit der Venenverhältnisse mit denen von *Tropidonotus* geht so weit, dass auch bei *Lacerta V. cerebialis anterior*, *V. orbitalis inferior* und das Anfangsstück der Cardinalvene durch das große pigmentirte Auge verdeckt sind.

Der hier beschriebene Zustand der Venen ist von den definitiven Verhältnissen nicht mehr weit entfernt. Um aber die noch erfolgenden Veränderungen darstellen zu können, wollen wir zunächst die Venen eines Embryo (*Lacerta*, Serie XIV, Länge des Kopfes 4,1 mm), bei dem die Verknöcherung des knorplig angelegten Skelettes eben beginnt, betrachten. Die *V. orbitalis inferior*, sowie die beim vorigen

<sup>1</sup> Im Schema Fig. 2 ist das Gefäß (eben so wie das ähnlich verlaufende bei *Tropidonotus* im Schema Fig. 1) der Übersichtlichkeit wegen weggelassen. Über sein Verhalten zur *V. cerebialis posterior* siehe pag. 317.

Embryo erwähnten Theilstücke der *V. cardinalis* und *V. capitis lateralis* sind unverändert geblieben; selbst die Insel um den Hypoglossus ist noch erhalten. Vom Bulbus zieht die Cardinalvene jetzt ventral vom ersten Aste des Trigeminus und seinem Ganglion, zunächst im Dache der Mundhöhle, caudalwärts, um dann lateral abzubiegen, knapp an der medialen Seite des Ganglion für den zweiten und dritten Ast des Trigeminus vorbeizuziehen und, nunmehr als *V. capitis lateralis*, in der dorsalen Wand der Paukenhöhle und von da weiter, wie früher ausgeführt, zu verlaufen. Im Gebiete der Paukenhöhle liegt neben der Vene der *Facialis*.

Fortschritte sind in der Ausbildung des Systems der Hirnvenen zu verzeichnen. Zunächst hat auch hier eine Bildung von Venenbahnen dorsal vom Gehirn in der Medianebene stattgefunden; und zwar ist bereits das ganze (entsprechend der Nomenklatur bei *Tropidonotus*) als *V. longitudinalis cerebri* zu bezeichnende Gefäß, das wieder in eine *V. longitudinalis prosencephali*, *mesencephali* und *epencephali* zerfällt, vorhanden (*v.l.p.*, *v.l.m.* und *v.l.e.* des Schemas Fig. 2). Dann ist die *V. cerebialis anterior* in ihrer Mitte unterbrochen worden; sie macht nämlich eine Lageveränderung, wie wir sie für *Tropidonotus* auf pag. 307 beschrieben haben, überhaupt nicht durch. Wenn das Großhirn sich entwickelt und das Auge nasalwärts rückt, geht das Mittelstück der Vene zu Grunde; ihr proximaler Theil, welcher Blut aus dem Auge durch den im Schema mit *Av.* (Augenvene) bezeichneten Seitenast aufnimmt, bleibt in Folge dessen erhalten und entspricht dann topographisch, aber nicht morphologisch, dem bei *Tropidonotus* als *V. orbitalis superior* bezeichneten, sekundär entstandenen Gefäße. Der distale Theil der *V. cerebialis anterior* bleibt Hirnvene.

Das Hirnblut fließt jetzt hauptsächlich durch die mächtig gewordene *V. cerebialis media* ab. Deren Endstück wird aber auch, wie bei *Tropidonotus*, durch die sich immer mehr nähernden Ganglien des Trigeminus und *Facialis* eingeengt; daher sprosst wieder aus ihr ein Seitenast (im Schema mit *v.ce.m.sec.* bezeichnet) hervor, der dorsal vom hinteren Trigeminusganglion verläuft und nasal von demselben sich wieder mit der Cardinalvene verbindet. Wir finden daher bei diesem Eidechsenembryo einen Venenring um das hintere Trigeminusganglion, dessen caudaler Schenkel aber bald zu Grunde geht.

Die beim Eidechsenembryo der Serie VI erwähnte Vene, die in der Nähe des Vagus verläuft, ist jetzt zu einem ziemlich ansehnlichen

Gefäße geworden, das mit diesem Nerven, an dessen lateraler Seite gelegen, den knorpeligen Schädel verlässt. Die *V. longitudinalis epencephali* steht mit diesem Gefäße in Verbindung. Dasselbe bekommt einen Seitenzweig von der Gegend des ersten Zwischenwirbelloches, in welchem wir die Anlage der *V. cerebialis posterior* zu sehen haben, die aber vorläufig noch nicht bis ins Innere des Schädels verfolgtbar ist.

Während beim Eidechsenembryo der Serie VI eine ganz ähnlich wie beim Schlangenembryo der Fig. 8 verlaufende Unterkiefervene vorhanden ist, finden wir bei dem jetzt in Rede stehenden Lacertenembryo auf jeder Seite der Trachea, an diese eng angeschlossen, eine Vene, die das Blut der Zunge, des Kehlkopfes, der Thyreoidea aufnimmt und sich nahe am Herzen in die vordere Cardinalvene ergießt. Auf der linken Seite ist dieses Gefäß schwächer als rechts.

Ein Embryo endlich, der nahezu reif ist zum Verlassen der Eihüllen (*Lacerta*, Serie XX, Länge des Kopfes 6,3 mm), dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach den definitiven Zustand der Gefäße erreicht haben<sup>1</sup>. Bei einem solchen Embryo hat sich in der Orbita ein ganzer Plexus sinuöser Venen entwickelt, in den auch Venen vom Geruchsorgan münden. Aus diesem Plexus fließt das Blut (im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Schlangen) dauernd durch das Anfangsstück der alten Bahn, der *V. cardinalis*, ab. Diese liegt im Dache der Mundhöhle, ventral von der großen, durch die Dura mater geschlossenen Öffnung im knöchernen Schädel, welche Hirnraum und Augenhöhle in Verbindung setzt, ventral und etwas medial von dem extradural gelegenen Ganglion des ersten Trigeminasastes, mit dem sie an einer Stelle in Berührung tritt, medial von den beiden anderen Ästen, von deren Ganglion sie durch eine Knorpellamelle getrennt wird. Aus dem Bereiche des Oberkiefers nimmt sie hier eine Vene auf. Wie früher zieht sie in scharfen Krümmungen zuerst lateralwärts und dann, als *V. capitis lateralis*, in der dorsalen Wand der Paukenhöhle mit dem *Facialis* caudalwärts, um von da lateral von den Hirnnerven zu verlaufen. Erst caudal vom Hypoglossus wendet sich die Vene wieder medianwärts, um als *V. jugularis* zum Herzen zu ziehen. Hier liegen sogar die Zweige der Cervicalnerven, die sich noch mit dem Hypoglossus verbinden, lateral von ihr.

Die *V. cerebialis media* ist in ihrem Verlaufe unterbrochen

---

<sup>1</sup> Ein injicirtes erwachsenes Exemplar von *Lacerta agilis* stand uns leider nicht zur Verfügung.

worden; das proximale und das distale Ende sind noch als schwache Gefäße nachweisbar, von welchen das erstere Blut vom hinteren Trigeminalganglion bezieht, während das zweite mit den ungemein gefäßreichen Ossifikationspunkten der noch größtentheils knorpeligen Labyrinthkapsel in Verbindung ist.

Die beim Embryo der Serie XIV erwähnte Anlage der V. cerebialis posterior hat sich zunächst mit dem den Vagus begleitenden Gefäße, in das sie ja extracraniell mündet (pag. 316), auch intracraniell in Verbindung gesetzt, so dass ein Gefäßring um den das Hinterhauptsloch begrenzenden Knorpel entstanden ist. Aber die den Vagus begleitende Vene hat vom Momente der Bildung dieses Ringes nur mehr sehr kurzen Bestand; beim Embryo der Serie XX ist sie bereits spurlos verschwunden, und nur das unmittelbar an die V. longitudinalis cerebri angeschlossene Theilstück sowie dasjenige, welches von der einstigen Einmündung der V. cerebialis posterior bis zur V. capitis lateralis sich erstreckt, sind erhalten, aber aufgenommen in die V. cerebialis posterior, die nunmehr allein vorhandene ableitende Hirnvene. Eine Abgrenzung dieser einzelnen Theilstücke der Vene fehlt.

Von den beim Embryo der Serie XIV beschriebenen Begleitvenen der Trachea ist nur die rechte in ihrer ganzen Länge erhalten. Die Wurzelzweige, die aus der Zunge, dem Kehlkopfe etc. stammen, sind beiderseits gleich; die der linken Seite sammeln sich zu einem Gefäße, das etwa in der Höhe des Zungenbeinkörpers nach rechts ablenkt, dorsal von der Trachea, unmittelbar unter der Schleimhaut des Pharynx, verläuft und sich in die auf der rechten Seite mit der Trachea verlaufende Vene ergießt. Diese mündet dann in die vordere Cardinalvene, nahe am Herzen<sup>1</sup>.

Zum Schlusse möge der Befund an einigen erwachsenen Exemplaren von Sauriern verzeichnet werden.

Zunächst konnten wir bei *Lacerta ocellata* konstatiren, dass die Hauptvene des Kopfes lateral von der Vagusgruppe und dem Hypoglossus verläuft. Wir haben es also hier mit einer V. capitis lateralis zu thun. Dieselbe nimmt eine V. cerebialis posterior auf. Im Bereiche des Halses verläuft die Vene mit dem Vagus und der Carotis und kann also mit Recht als V. jugularis interna bezeichnet werden.

<sup>1</sup> Dass rechts von der Trachea eine ziemlich starke Vene verläuft, während links eine solche fehlt, lässt sich auch an der nicht injicirten erwachsenen Eidechse ohne Schwierigkeit sehen.



Bei einem von uns untersuchten Exemplare von *Varanus arenarius* waren die Venen der Orbita nicht injicirt, ihr Abfluss daher nicht nachweisbar. Die *V. capitis lateralis* verläuft bei der genannten Art wie bei den beschriebenen *Lacerta*-Embryonen im Dache der Paukenhöhle und lateral von der Vagusgruppe, um im Bereiche des Halses sich an die mediale Seite der Cervicalnerven zu begeben und mit Vagus und Carotis zu verlaufen. Sie ist also vom Hypoglossus an wieder eine typische *V. jugularis interna*. Dieselbe nimmt oberhalb der oberen Brustapertur auf der rechten Seite ebenfalls eine neben der Trachea verlaufende Vene auf, die nur wenig schwächer ist wie die Jugularvene. Sie wurzelt theils in der rechten Hälfte der Zunge, des Kehlkopfes etc., theils in der linken, indem die dort entspringenden Venen durch eine dorsal von der Trachea (und vom Zungenbeinkörper) gelegene Querverbindung nach rechts übergehen<sup>1</sup>.

Das Blut des Gehirns fließt wieder durch eine *V. longitudinalis cerebri* und eine *V. cerebialis posterior* ab. Außerdem ist ein in der Gegend der Epiphyse lateralwärts abgehendes venöses Gefäß vorhanden; aus diesem geht eine dorsal vom Labyrinth verlaufende Vene ab, die sich in die *V. cerebialis posterior* ergießt. Abgesehen von diesem letzteren Gefäße stimmen also die Verhältnisse der Kopfvenen von *Varanus*, so weit wir sie feststellen konnten, fast vollständig mit den beim ältesten Embryo von *Lacerta agilis* gefundenen überein.

Auch bei *Uromastix spinipes* ließ sich nachweisen, dass in der hinteren Hälfte des Kopfgebietes eine *V. capitis lateralis* vorhanden ist, die im Bereiche des Halses nach Aufnahme einer *V. cerebialis posterior* in eine *V. jugularis interna* übergeht. Diese nimmt rechts wieder eine starke Begleitvene der Trachea auf.

In gleicher Weise endlich verhält sich das Venensystem von *Chamaeleo vulgaris*, wo sich auch der Verlauf der Vene an der dorsalen Wand der Paukenhöhle, lateral und dorsal von der Columella, darstellen ließ.

<sup>1</sup> RATHKE (10) sagt: »Auch bei den Eidechsen . . . kommen auffallenderweise jederseits zwei Jugularvenen vor: Die innere gehört nur der Zunge, dem Kehlkopfe, dem Schlundkopfe und der Luftröhre an, die äußere sendet . . . einen Hauptast zum Hinterhauptsloche, wo er mit den Blutleitern der Schädelhöhle zusammenhängt.« Diese Angabe beruht offenbar auf einem Irrthume. Nur auf der rechten Seite des Halses kommen zwei stärkere Längsvenen vor; deren Deutung siehe im Text.

Leider konnten wir die Untersuchung der Entwicklung der Kopfvenen wegen Mangels an Material nicht auch auf andere Ordnungen der Reptilien ausdehnen; und die Litteratur bietet diesbezüglich sehr wenig. Zunächst kommen wieder zwei Werke RATHKE's in Betracht: »Über die Entwicklung der Schildkröten«, und »Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile«. Die definitiven Venenverhältnisse bei Schildkröten hat BOJANUS (3) ausführlich dargestellt. Außerdem hatten wir wieder Gelegenheit, an einigen Vertretern der genannten Ordnungen die Angaben über die Verhältnisse der erwachsenen Formen nachzuuntersuchen.

Was zunächst die Schildkröten betrifft, so giebt RATHKE (12) eine Beschreibung der Hirnvenen eines Embryo von *Emys europaea* »etwa aus der Mitte des Fruchtlebens«. Es verlief bei diesem nach RATHKE's Angabe auf dem Vierhügel in der Mitte des Kopfes ein Sinus perpendicularis, der von den Hemisphären des großen Gehirns mit zwei Ästen entsprang und hinter dem Vierhügel sich in zwei Sinus transversi theilte. Diese schienen »vor dem vorderen Rande des Felsenbeines . . . sich zur Grundfläche der Hirnschale zu begeben«. Jeder dieser Sinus sandte einen kürzeren und etwas engeren Sinus nach hinten aus, der »dicht über dem Felsenbein« verlief, »hinter demselben in die V. jugularis überging und vor seinem Ende einen von der Medulla oblongata (und dem kleinen Gehirn?) herkommenden Ast aufnahm«. Vor und unter dem Auge entsprang eine Vene, die sich mit einer Vene aus dem Unterkiefer verband und in die V. jugularis überging. Diese entsprach der V. jugularis externa des Menschen wegen des oberflächlichen Verlaufes unter der Haut des Halses.

Es ist kein Zweifel, dass der Sinus perpendicularis obiger Darstellung unserer V. longitudinalis mesencephali entspricht. Die beiden Äste, mit denen sie auf den Hemisphären entspringt, sind die noch unvereinigten Anlagen der V. longitudinalis prosencephali. Die Bezeichnung der hinter dem Mittelhirn absteigenden Vene als Sinus transversus ist nicht recht verständlich; denn die entsprechende Vene von *Tropidonotus* nennt RATHKE selbst (11) Sinus petrosus (superior). Die von der Medulla oblongata und dem Kleinhirn kommende Vene ist vielleicht die V. cerebialis posterior. Wenn die V. jugularis dieser Stadien wirklich den Namen einer V. jugularis externa verdient, so haben wir gewiss schon ein sekundäres Verhältnis vor uns, das allerdings dann, wie wir sehen werden, persistirt.

Die definitiven Verhältnisse bieten viel Interessantes. Hier münden

(nach BOJANUS [3]) die Venen der Orbita und der Nase in einen Sinus cavernosus, der an der Seite der Hypophyse und Sella turcica liegt, medial von dem zum Durchtritte des zweiten und dritten Astes des Trigeminus bestimmten Foramen sphenoidale; der Abfluss dieses Sinus verlässt den Schädel durchs Foramen lacerum, zusammen mit dem N. durus (dem Facialis). Den gleichen Kanal benutzt die A. carotis interna. Dieser Sinus bildet dann die eine Wurzel der Jugularvene. In der Mittelebene, dorsal vom Gehirn, verläuft der Sinus falciformis, der sich am Foramen occipitale in die beiden Sinus occipitales theilt; diese sind noch unter der Medulla oblongata durch eine Anastomose verbunden und geben die zweite Wurzel der V. jugularis ab. Eine Verbindung zwischen Sinus cavernosus und falciformis ist der Sinus lateralis, der mit dem ersteren noch vor der Sella turcica mit dem letzteren etwas caudal von der Epiphyse zusammenhängt und dem caudalen Rande der Hemisphären angeschlossen ist. Theilweise in ein (cavernöses?) Geflecht zerfallend, umspinnt er auch den zweiten und dritten Ast des Trigeminus an ihrer Austrittsstelle. An diesem Punkte hängt mit ihm der Sinus petrosus zusammen, der gleichfalls theilweise in ein Geflecht zerfällt und zuerst eine Strecke weit auf dem Felsenbeine caudalwärts verläuft und dann im rechten Winkel zum Sinus falciformis aufwärts abbiegt. Die Jugularvene verläuft zufolge der Abbildung von BOJANUS nach Aufnahme eines Astes aus dem Unterkiefer zwischen den beiden Hörnern des Zungenbeines medial vom Glossopharyngeus und dem Ramus anterior n. hypoglossi, aber lateral vom Ramus posterior dieses Nerven caudalwärts, wobei sie sich aber fortwährend vom Vagus und der Carotis entfernt, da sie dorsalwärts ablenkt. In Folge dessen ist ihr Abstand von den genannten Gebilden an der oberen Brustapertur und an der Vereinigungsstelle mit der V. axillaris ein ziemlich beträchtlicher. Außerdem finden sich im Bereiche des Halses eine V. vertebralis und eine V. oesophagea, die von der Gegend des Zungenbeines bis zur Brustapertur mit dem Ösophagus verläuft und einen neben der Trachea einherziehenden Ramus trachealis aufnimmt.

Die geschilderten Verhältnisse, die wir zum Theile an einem Exemplare von *Testudo graeca* kontrolliren konnten, weisen eine unverkennbare Ähnlichkeit mit denen bei *Lacerta* auf, wenn man die Verschiedenheit in der Ausbildung des knöchernen Schädels beider Formen berücksichtigt. Die Venen der Orbita entsprechen der zu einem Plexus aufgelösten V. orbitalis inferior; der Sinus caver-

nosus, dessen topographisches Verhalten zum Trigeminus dem des erhaltenen Restes der Cardinalvene bei *Lacerta* vollständig entspricht, ist vielleicht gleichfalls ein Rest der Cardinalvene. Dass das Gefäß bei *Lacerta* extracraniell liegt, mag seinen Grund darin haben, dass bei dieser Form die Hirnschale gegen die Orbita zu nur von der Dura gebildet wird und Knochen fehlt; bei anderen Formen mag dieser sich immerhin lateral von dem Gefäße gebildet haben, das ja auch hier vom Gehirne durch eine Lamelle der Dura geschieden ist. Vom Trigeminusgebiete ab liegt die Vene offenbar lateral von Facialis und Labyrinth und, wenigstens bei dem von uns secirten Exemplare, auch lateral von der ganzen Vagusgruppe; es besteht also auch bei Schildkröten in diesem Theile des Kopfes eine *V. capitis lateralis*. Im Gegensatze zu *BOJANUS* fanden wir die Vene auch lateral vom vorderen Zungenbeinhorn. Im Halsgebiete liegt die Vene ganz oberflächlich unter der Haut; sie ist also jedenfalls ein morphologisch von der Jugularvene der bisher beschriebenen Reptilienformen verschiedenes Gefäß. Ob vielleicht in der allerdings in nächster Nähe des Vagus und der Carotis verlaufenden *V. oesophagea* ein Rest einer *V. jugularis interna* vorhanden ist, muss dahingestellt bleiben. Der Sinus lateralis entspricht zweifellos der *V. cereбрalis anterior* der anderen Reptilien. Denn er liegt dem caudalen Rande der Hemisphären sehr nahe. Der Sinus petrosus dürfte zum Theile dem von *RATHKE* beim Embryo beschriebenen, auf dem Felsenbeine liegenden Gefäße entsprechen. Dagegen, dass etwa der zweite aufsteigende Theil dieses Sinus ein Rest der *V. cereбрalis media* sei, spricht seine ziemlich weit caudal gelegene Verbindung mit dem medianen Längssinus. Dieser ist unsere *V. longitudinalis cerebri*. Sie setzt sich fort in die Sinus occipitales, die offenbar Derivate unserer *Vv. cerebrales posteriores* sind. Die von *RATHKE* gesehene Vene, die vor und unter dem Auge entsprang und oberflächlich verlief, ist bei *BOJANUS* nicht wieder aufzufinden, also wohl im Laufe der Entwicklung zu Grunde gegangen.

Was die Krokodile betrifft, so existiren bloß Angaben über die Venenverhältnisse des erwachsenen Thieres (*RATHKE* [13]). Dieses besitzt eine *V. jugularis interna* und externa. Die erstere entsteht aus einem Sinus transversus, der aus einer Art Torcular Herophili, zwischen Vierhügel und Kleinhirn, entspringt und durchs Foramen jugulare mit dem Vagus den Schädel verlässt. In das Torcular mündet von vorn ein Sinus longitudinalis, von rückwärts geht daraus ein Sinus occipitalis posterior hervor, der sich in ein das Hinterhauptslöch



umspinnendes Venengeflecht, den Sinus foraminis magni, auflöst. Aus diesem entsteht der eine Ursprungsast der *V. jugularis externa*; er dringt zwischen den Nackenmuskeln nach außen und vereinigt sich medial vom Kiefergelenk mit dem zweiten Ursprungsaste, der *V. facialis*. Diese entsteht aus je einem Aste aus dem Ober- und Unterkiefer (*V. dentalis superior* und *inferior*). Der erstere »sendet hinter dem Os orbitale einen starken Zweig aus, der sich um dieses Knochenstück nach außen und vorn herumschlägt, sich zu der Augenhöhle begiebt und in derselben weit ausbreitet«. Mit den Venen der Augenhöhle hängt der Sinus cavernosus zusammen, der »von den Foramina optica zu den Foramina carotica interna« sich erstreckt und hinten sich in der harten Hirnhaut zu verlieren scheint. Dicht vor der Einmündung in die *V. jugularis externa* ist die *V. facialis* durch eine Anastomose mit der *V. jugularis interna* verbunden. Im Bereiche des Halses verläuft diese letztere mit dem Vagus und der *A. collateralis colli*<sup>1</sup>, die *V. jugularis externa* liegt »zwischen der Hautbedeckung und den Halsmuskeln, doch näher der oberen als der unteren Seite des Halses«. Beide Gefäße, die ungefähr gleich stark sind, werden durch eine eben so starke Anastomose verbunden. Die *V. jugularis interna* setzt sich in gerader Richtung in die *V. anonyma* fort, welche aus ihr und der *V. subclavia* entsteht; in diese wieder mündet die *V. jugularis externa*.

Den Verlauf der Venen des Halses haben wir an zwei Exemplaren von *Alligator lucius* nachuntersucht und dabei die Angaben RATHKE's bestätigt gefunden. Es hat sich dabei auch herausgestellt, dass die durch das Foramen jugulare verlaufende Vene lateral von der Vagusgruppe, aber medial vom Hypoglossus liegt. Die Ordnung der Krokodile ist, so weit bekannt, die einzige unter den Reptilien, in welcher das letztere Verhältnis zu beobachten ist.

Wir erschen aus diesen Angaben, dass das Venensystem des Kopfes und Halses der Krokodile sich von dem der übrigen Reptilien ziemlich weit entfernt, dafür aber dem der Säugethiere recht nahe kommt. Es lassen sich nur einige der Gefäße, die wir bei den übrigen Formen gefunden haben, beim Krokodil wiedererkennen. So vor Allem die *V. jugularis interna*. Doch ist das Verhalten der Wurzel dieses Gefäßes und seine topographische Beziehung zum Hypoglossus eine Eigenthümlichkeit dieser Reptilienordnung. Auch

<sup>1</sup> Entspricht nach J. Y. MACKAY (9) der *A. carotis ventralis (externa)* anderer Formen.

einen Sinus transversus, der sich dem der Säugethiere homologisiren lässt, besitzen nur die Krokodile. Die *V. longitudinalis cerebri* erscheint wieder als Sinus longitudinalis und Sinus occipitalis posterior, die *V. cerebialis posterior* als Sinus foraminis magni und als Wurzelast der *V. jugularis externa*. Doch muss gerade diese letztere Verbindung eine sekundäre sein. Der Sinus cavernosus ist vielleicht wieder ein Rudiment der Cardinalvene; wie bei der Schildkröte reicht er in der Schädelhöhle bis zum Eintritte der Carotis in dieselbe. Auffällig ist aber, dass er mit so wenig anderen Venen Verbindungen eingehen soll; RATHKE lässt uns über den Weg, auf dem sein Blut abfließt, im Unklaren.

Fassen wir nun die Ergebnisse unserer Untersuchungen kurz zusammen, so ergibt sich, dass die einfachsten Verhältnisse bei Sauriern zu finden sind. Bei diesen erhält sich dauernd im Bereiche des Trigemini die Cardinalvene, weiter caudal ist die *V. capitis lateralis* an ihre Stelle getreten. Die Schlangen besitzen im ganzen Bereiche des Kopfes ein laterales Gefäß. Beiden Formen kommt eine *V. jugularis interna* zu. Diese fehlt bei Schildkröten; dafür entsprechen die Kopfvenen in der Hauptsache denen der Saurier. Am weitesten entfernen sich von diesen die Krokodile, die nur das lateral von der Vagusgruppe gelegene Theilstück der *V. capitis lateralis* und zwei Jugularvenen, eine oberflächliche und eine der *V. jugularis interna* vergleichbare, besitzen. Den Hirnvenen der erwachsenen Formen mag wohl überall ein System von Gefäßen zu Grunde liegen, das aus einer in drei Theile zerfallenden medianen Längsvene und drei in den Einziehungen zwischen den Hauptabtheilungen des Gehirns, resp. caudal von diesem verlaufenden, ableitenden Quervenen besteht, aber schließlich mannigfach verändert wird.

---

Zum Schlusse erlauben wir uns, Herrn Prof. F. HOCHSTETTER, der uns sein Embryonenmaterial für die vorliegende Arbeit zur Verfügung gestellt hat, und der uns während derselben stets in zuvorkommendster Weise behilflich war, unseren wärmsten Dank zu sagen. In gleicher Weise möge es uns verstattet sein, Herrn Prof. E. ZUCKERKANDL dafür zu danken, dass er uns den Arbeitsplatz in seinem Institute und die Hilfsmittel desselben freundlichst zur Benutzung überließ.

## Litteraturverzeichnis.

- 1) F. M. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von Dr. B. VETTER. 1881.
- 2) E. BÉRANECK, Sur le développement des nerfs crâniens chez les lézards. Recueil zool. Suisse. I. 1884.
- 3) BOJANUS, Anatome Testudinis Europaeae. Vilnae 1819—1821.
- 4) BRONN's Klassen und Ordnungen der Thiere: C. K. HOFFMANN, Reptilien.
- 5) G. CHIARUGI, Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei Sauropsidi e nei Mammiferi. Atti della Soc. Toscana di scienze natur. Pisa 1889.
- 6) — Contribuzioni allo studio dello sviluppo dei nervi encephali. Florenz 1894.
- 7) FR. HOUSSAY, Sur la circulation embryonnaire dans la tête chez l'Axolotl. C. R. Acad. Sc. 1892. T. CXV.
- 8) N. KASTSCHENKO, Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1887.
- 9) JOHN YULE MACKAY, The development of the branchial arterial arches in birds. Philosophical transactions of the R. Society of London. 1888.
- 10) H. RATHKE, Dritter Bericht des naturwissenschaftlichen Seminars in Königsberg, nebst einer Abhandlung über den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Königsberg 1838.
- 11) — Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
- 12) — Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
- 13) — Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
- 14) H. SALZER, Die Entwicklung der Kopfvenen beim Meerschweinchen. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIII. 1895.
- 15) C. VOGT, Zur Neurologie von Python tigris. JOH. MÜLLER's Archiv. 1839.
- 16) R. WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1893.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XX und XXI.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

<i>a.b.</i> Art. basilaris,	<i>a.m.</i> Art. mandibularis,
<i>a.c.</i> Art. carotis,	<i>a.o.</i> Art. occipitalis (A. vertebralis),
<i>a.c.c.</i> Art. carotis cerebralis,	<i>An.</i> Anastomosen der Gaumenvenen,
<i>a.c.f.</i> Art. carotis facialis,	<i>an.J.</i> Anastomosis Jacobsonii,
<i>a.l.</i> Art. lingualis (A. carotis externa),	<i>arc.(ao.)I—VI</i> Arcus aortae I—VI,

*Au.* Kontour des Auges,  
*Av.* Zufluss der V. cerebralis anterior vom Auge her,  
*Bv.* basale Vene des Zwischenhirns,  
*co.X.* Vaguskommissur des Glossopharyngeus,  
*g.VI—8, g.VII* Ganglien des Trigeminus und Facialis,  
*g.s.IX* oberes Ganglion des Glossopharyngeus,  
*g.i.IX* unteres Ganglion des Glossopharyngeus,  
*g.s.X* oberes Vagusganglion,  
*g.i.X* unteres Vagusganglion,  
*g.c.* Ganglion ciliare,  
*g.s.p.* Ganglion sphenopalatinum,  
*gl.pin.* Glandula pinealis,  
*Hb.* Hörbläschen,  
*nn.cerv.* Nervi cervicales,  
*n.fr.* N. frontalis,  
*n.n.c.* N. nasociliaris,  
*n.Vi., n.Vid.* N. Vidianus,  
*Qu.* Queranastomose der V. cardinalis und V. capitis lateralis zwischen Labyrinthbläschen und Facialis,  
*r.a.XII* Radix anterior n. hypoglossi,

*r.p.XII* Radix posterior n. hypoglossi,  
*r.s.p.* Ramus sphenopalatinus n. trigemini 2,  
*s.V.* sekundäre Verbindung der V. cerebralis media mit der V. cerebralis anterior,  
*v.c.l.* V. capitis lateralis,  
*v.ca.* V. cardinalis (anterior),  
*v.ce.a.* V. cerebralis anterior,  
*v.ce.m.* V. cerebralis media,  
*v.ce.m.sec.* V. cerebralis media secundaria,  
*v.ce.p.* V. cerebralis posterior,  
*v.cu.* V. cutanea,  
*v.j.* V. jugularis,  
*v.l.e.* V. longitudinalis epencephali,  
*v.l.m.* V. longitudinalis mesencephali,  
*v.l.p.* V. longitudinalis prosencephali,  
*v.m.i.* V. maxillaris inferior,  
*v.m.s.* V. maxillaris superior,  
*v.o.i.* V. orbitalis inferior,  
*v.o.s.* V. orbitalis superior,  
*I—IV, VI—8, VI—XII* die Hirnnerven,  
*Isp., IIsp.* erster, zweiter Spinalnerv,  
 +, × und ×× siehe im Text.

Fig. 1. Schema der Entwicklung des Kopfvenensystems bei Tropidonotus.

Fig. 2. Dasselbe Schema für Lacerta. In beiden Schemen sind die im Laufe des Wachstums wieder zu Grunde gehenden Gefäße schraffirt.

Fig. 3 und 4. Querschnitte durch den Embryo Serie XXI von Tropidonotus. Vergr. 40.

Fig. 5—9. Profilkonstruktionen der Embryonen Serie XVII, XI, VIII, X und XVI von Tropidonotus. Fig. 5 30 mal, Fig. 6—9 25 mal vergrößert.



# Zur Strukturlehre von Muskelindividuen.

Von Georg Ruge.

Bei den Untersuchungen über den Rumpf der Hylobatiden<sup>1</sup> wurde meine Aufmerksamkeit auch auf das für die hintere Gliedmaße bestimmte Nerven-geflecht gelenkt. Bei der angestrebten Auflösung des Geflechtes in spinale Wurzeln war es mir einige Male mit der erwünschten Sicherheit, welche präparatorische Methoden gewähren, gelungen, die zu einigen Muskeln der unteren Extremität ziehenden Nervenstränge auf deren spinale Zusammensetzung zu ermitteln. Die betreffenden Muskeln waren theilweise mono-, größtentheils aber polymerer Natur, welche die Gliedmaßenmuskulatur, wie bekannt, zu beherrschen pflegt.

Das Sichergestellte an einigen polymer aufgebauten Muskeln rief die Vermuthung in mir wach, dass die Struktur dieser Muskelindividuen in einer bestimmten Abhängigkeit zur Art deren Innervation stehe. Aus Notizen und Abbildungen entnehme ich einige, den *Musc. rectus femoris* der Hylobatiden betreffende Zustände, welche aus dem Grunde an Bedeutung gewinnen, weil einige vor Kurzem durch L. Bolk<sup>2</sup> in diesem Jahrbuche ausgesprochenen Vermuthungen durch sie an thatsächlichem Boden gewinnen. Bolk hat sich dahin ausgesprochen, dass die im *Rectus femoris* des Menschen befindliche frontal verlaufende Zwischensehne vermuthlicher Weise Reste eines *Myocomma*, eines primitiven *Ligam. intermusculare* sei. Die Begründung, welcher diese Muthmaßung zu Grunde liegt, wolle man im Bolk'schen Aufsätze nachlesen.

Zwei Exemplare unter den mir zur Verfügung stehenden Objekten erlaubten, die Nerven des *Musc. rectus femoris* bis zum spinalen Ursprunge zurück zu verfolgen. Es handelte sich um einen jungen *Hylobates syndactylus* und um einen erwachsenen *Hylobates leuciscus*. Die Präparation an allen übrigen Thieren hatte hier oder dort Lücken hinterlassen, so dass ich die Befunde abschließen konnte.

Der *Rectus femoris* ist beim jungen *Syndactylus* an der linken Seite ein monomerer Muskel gewesen. Der 16. thoraco-lumbale Spinalnerv versah ihn mit Ästen. Die auf pag. 445 des Aufsatzes über Hylobatiden angegebenen Bemerkungen beziehen sich auf den hier zu erörternden Fall.

Der *Musc. rectus femoris* ist beim *Hylobates leuciscus* ein diplomeres Gebilde. Äste des 15. und 16. thoraco-lumbalen Spinalnerven gelangen zum Muskel. Die auf pag. 451 jenes Aufsatzes gegebenen Mittheilungen fanden auf diesen Thatbestand Anwendung.

Es war ein glücklicher Zufall der Wahrnehmung, dass der gleich benannte Muskel bei zwei Vertretern des Genus *Hylobates* nicht allein keine komplette Homologie kund gab, sondern sogar in Bezug auf die Summe der den Muskel zusammensetzenden Körpersegmente sich grundverschieden verhielt.

Es liegt in meiner Absicht, darzulegen, erstens wie die Struktur der beiden verschieden segmentirten Muskeln zu einander, und zweitens wie die strukturellen Verhältnisse jeden einzelnen Muskelindividuum zu den Spinal-ästen sich verhalten.

Der *Rectus femoris* des *Hylobates syndactylus* ist von schlanker Gestalt, ein wenig von vorn nach hinten abgeplattet. Die stattliche Ursprungsehne entsendet in den Muskelbauch ein sagittal gestelltes Sehnenblatt, welches die Muskelbündel in eine mediale und in eine laterale Gruppe scheidet. Die sagittale Zwischensehne erstreckt sich etwa durch die proximalen zwei Drittheile des Bauches in distaler Richtung. Die Bündel, welche am Becken und am Sagittalblatte entspringen, ziehen median- und lateralwärts und wenden sich dabei zugleich der hinteren femoralen Fläche zu. Hier hat sich von der Patella aus in proximaler Richtung die Endsehne entfaltet; sie nimmt alle Bündel auf. Sie ist hinten frei entfaltet und lässt sich bis zur Höhe des proximalen Muskelabschnittes verfolgen.

Es handelt sich also um einen gefiederten Muskel, welcher durch die im Inneren des Muskels sagittal gestellte Ursprungsehne, durch die hierdurch wechselseitig bedingte Entfaltung auch der Endsehne längs der femoralen Fläche, seine Struktur empfangen hat. Die Bündel verlaufen im Muskel sehr

<sup>1</sup> MAX WEBER'S Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ostindien. Leyden 1890.

<sup>2</sup> Rekonstruktion der Segmentirung der Gliedmaßenmuskulatur. 1895.

wenig steil, sind kurz, aber sehr zahlreich. Die Kraftleistung, welche dem Muskel innewohnt, werden wir hoch anschlagen müssen.

Ein starker Ast des N. femoralis betritt den Medialrand des Rectus femoris in dessen proximaler Zone. Der Nervenast theilt sich. Zweige für die medial und die lateral von der sagittalen Zwischensehne gruppierten Bündel sind sofort erkennbar.

Der Rectus femoris des Syndactylus gehört dem 16. thoraco-lumbalen Myomer zu; er ist monomer. Die Nerven betreten den Medialrand des Muskels und lösen sich hier in den zu den Seiten der Zwischensehne befindlichen Bündeln auf.

Die Art der Ausdehnung der Ursprungs- und Endsehne sowie das Verhalten der Innervation decken sich, denn wir können keiner anderen Annahme beitreten als derjenigen, dass es sich beim Rectus femoris des Hylobates syndactylus um ein in neuomerer Hinsicht einheitliches Organ handle, in welchem die Bündel anfänglich parallel verlaufen sind, in gleicher Weise wie in jedem Myomer, von welchem ein Rectus sich herleiten könne. Weiterhin ist anzunehmen, dass die Bündel anfänglich dem Femur parallel gestellt gewesen seien. Die Indifferenz einer solchen Bündelanordnung kennzeichnet meist noch die Struktur des wenigst umgestalteten Sartorius.

Die Umordnung der Bündel hat in dem vorliegenden Verhalten kraft der dem monomeren Muskel selbst innewohnenden Fähigkeit erfolgen müssen. Diese strukturelle Selbstdifferenzierung des segmentalen Muskelindividuums steht in einem gewissen Gegensatze zu dem Verhalten des polymeren Muskels bei *Hylobates leuciscus*.

Der *Mus. rectus femoris* des *Hylobates leuciscus* mag nach Volum und Gestalt mit demjenigen des *Syndactylus* übereinstimmen. Der Bau beider Muskeln ist indessen verschieden. Die kräftige Ursprungssehne pflanzt sich bei *Leuciscus* in distaler Richtung als ein den Muskelbauch durchsetzendes Zwischenband fort. Die Lage dieser Zwischensehne fällt in die frontale Ebene. Das Sehnenblatt scheidet die Muskelbündel in eine vordere (ventrale) und in eine hintere (femorale) Gruppe. Die vorderen ventralen Bündellagen sind hauptsächlich im distalen, die hinteren dorsalen sind der Hauptsache nach im proximalen Abschnitte des Muskelbauches zur Entfaltung gekommen. Die vorderen Bündel gelangen alle zu einer Insertionssehne, welche von der Patella aus die Vorderfläche des Muskelindividuums überzieht. Die hinteren femoralen Bündellagen erzeugten eine ähnliche Insertionssehne, welche von der Kniescheibe aus die hintere Muskelfläche in sehr beträchtlicher proximaler Ausdehnung bekleidet.

Die Übereinstimmung des Muskels beider Thiere besteht in dem Besitze eines Sehnenblattes, welches das Organ vom Ursprunge an durchsetzt und die Fleischbündel in zwei, je andere Richtungen einschlagende Gruppen scheidet. Es handelt sich also um fiederförmige Anordnungen der Elemente, welche die Kraftleistung erhöhen. Die Übereinstimmung kommt auch darin zum Ausdruck, dass die Zwischensehne parallel der Längsachse des Oberschenkels verläuft und die Bündelgruppen in einer schrägen Stellung zu letzterem angeordnet sind. Abweichungen in der Struktur beider Muskeln sind in der sagittalen Lage der Zwischensehne bei *Syndactylus*, der frontalen bei *Leuciscus* ausgesprochen. Ferner wird der Besitz von nur einer Endsehne an der femoralen Fläche bei *Syndactylus* und derjenige von zwei Endsehnern bei *Leuciscus* zu einem wichtigen Unterscheidungsmerkmale.

Neue Verschiedenheiten treten in der Art der Nervenversorgung zu Tage.

Der Nerv, welcher für den Muskel bei *Syndactylus* bestimmt ist, erreicht nach der Loslösung vom Femoralisstamme die Medialfläche nahe dem Ursprunge vom Becken. Die Nervenzweige vertheilen sich sofort zur lateralen und zur medialen Bündelgruppe, welche sie der Länge nach durchsetzen. Alle Fasern sind auf den 16. thoraco-lumbalen Spinalnerven, d. i. den 24. Spinalnerven der ganzen Reihe zurückführbar.

Die vom Femoralisstamme zum Rectus femoris des *Hylobates leuciscus* sich begebenden Nerven betreten ebenfalls dessen Medialrand, aber nicht an einer circumscribten Stelle. Drei von einander isolirbare Zweige sind unterscheidbar. Ein Nerv betritt, nachdem feine Äste für die ventralen, am meisten proximal gelegenen Portionen sich abgelöst haben, an der Grenze vom ersten und zweiten Drittheil den Bauch und löst sich in den Bündeln der vorderen

(ventralen) Gruppe auf. Alle Nervenfasern erschöpfen sich in letzterer; sie sind zum 15. thoraco-lumbalen Spinalnerven, d. i. den 23. Spinalnerven der Reihe, zurückführbar gewesen. Dieser Nervenast hält sich im Verlaufe bis zu den distalen Bündeln an der medialen Oberfläche des Muskels; er lagert unmittelbar vor dem frontalgestellten Sehnenzwischenblatte und entsendet von hier seine feinen Zweige aus.

Zwei andere Nerven erreichen selbständig den Muskelbauch. Der eine von ihnen gelangt zu den proximalen kräftigen Bündeln der femoralen, dorsalen Muskelhälfte. Der andere Nerv gelangt am Ende des proximalen Drittheils zu den mehr distal gelegenen dorsalen Fleischbündeln. Beide Nerven haben mit Sicherheit zu dem 16. thoraco-lumbalen Spinalnerven zurück verfolgt werden können. Beide Nervenäste dieses 24. Spinalnerven (in der ganzen Reihe) bewahren die Lage hinter dem Zwischensehnenblatte. Das ist das Wesentliche im Verlaufe dieser Nerven.

Die Innervationsverhältnisse lehren die segmentale Einheitlichkeit des Muskels von *Syndactylus*, der metameren Doppelnatur des Muskels von *Leuciscus*. Das sagittale Sehnenblatt von *Syndactylus* scheidet zwei Bündelgruppen, welche einem und demselben Myomer entsprossen sind. Das frontal gestellte Sehnenblatt bei *Leuciscus* scheidet streng die zwei Gruppen von Bündeln, welche von zwei verschiedenen Myomeren sich herleiten. Das Sehnenblatt nimmt hier also zu den kontraktile Elementen eine ähnliche Lage ein, welche dem Theile eines Ligam. intermuscul. (*Myocomma*) zwischen den benachbarten Rumpfmymomeren im Indifferenzzustande zukommt. Wenn schon bezüglich der Lagebeziehungen der Bündel benachbarter Myomere zu einem *Myocomma* eine Übereinstimmung der Lage der verschiedenen innervirten Bündelgruppen zu dem Sehnenblatte bei *Leuciscus* besteht, so kann vorläufig jedoch nicht mit Sicherheit ausgemacht werden, ob ein Theil des Ligam. intermusculare direkt zu jener Zwischensehne des Muskelindividuums sich umgestaltet habe. Für die Wahrscheinlichkeit einer solchen Annahme ist allerdings Mancherlei anzuführen, vor Allem die Parallelstellung der Zwischensehne mit der Längsachse des Femur. Mit voller Berechtigung lässt sich andererseits aussagen, dass das Zwischensehnenblatt bei *Syndactylus* demjenigen von *Leuciscus* unmöglich entsprechen könne. Solches anzunehmen, verbieten die beschriebenen, verschiedenartigen Beziehungen der Sehnenblätter zu ganz verschiedenen Segmentbündeln hier und dort.

Da die Bündel eines jeden indifferenten Myomers in paralleler Anordnung zu denken sind, so ist diese Anordnung in dem monomeren Muskel von *Syndactylus* unter Ausbildung der Fiederung und des Zwischensehnenblattes aufgegeben worden. Der *Rectus femoris* des *Leuciscus* hingegen bewahrte die Parallelstellung der Bündel, welche je zu einem Myomere gehört haben. Allerdings haben die Bündel, welche den zwei benachbarten Körpersegmenten entstammen, die primitive Lagerung zu einander eingeblüßt.

Die angeführten Punkte, welche eine Vergleichung zwischen dem Baue des Muskels einander sehr verwandter Thierformen gestatten, lassen den Wesensunterschied der Struktur der Muskelindividuen erkennen. Das Leistungsvermögen der strukturell nur wenig übereinstimmenden Gebilde mag natürlich trotzdem ein gleichbedeutendes sein.

Auf zwei sehr verschiedene Weisen hat der Organismus, wie die Objekte unserer Betrachtung zeigen, Einrichtungen hervorgehen lassen, welche für ihn gleiche Dienste leisten.

Die Strukturverhältnisse am Muskel des *Hylobates leuciscus* sind so getroffen, dass die Vermuthung, es liege im Zwischensehnenblatte der entfaltete Abschnitt eines *Myocomma* vor, an Boden gewinnt. Die von L. Bolk ausgesprochene diesbezügliche Ansicht betreffs des menschlichen *Mus. rectus femoris* muss ihre tiefere Begründung durch genaue anatomische Analyse finden. Die Erscheinung, dass das Zwischensehnenblatt im *Rectus femoris* des *Hylobates syndactylus* keinerlei Beziehungen zu einem *Myocomma* besitze, mahnt zur Vorsicht vor Verallgemeinerungen und lässt es wünschenswerth erscheinen, eine Reihe verschieden gebauter Muskelindividuen auf die Innervation von dessen Bündelgruppen speciell zu prüfen. Auf diese Weise können wir einmal über Material verfügen, auf Grund dessen allgemein Gültiges von Besonderem zu trennen ist.



Fig. 1.  
*Calamoichthys*

60

Fig. 4.  
*Monacanthus*

230

N.I.

K.

O.R.

B

S. hor

O.R.

Fig. 2. *Acanthias*

43

R.

a.

b.

B.

Fig. 6. *Clupeide.*

160

Strsr. d.

M.

Gr.  
S. hor

O.R.

N.I.

M.

S. hor.

a

A.

S. trsr. v.

Fig. 3.  
*Forelle*

100

Ptb.

Strsr.

M.

Psp.

Ptb.

S. trsr.

M.

S. sag. v.

Fig. 5. *Forelle*

100

S. trsr. d.

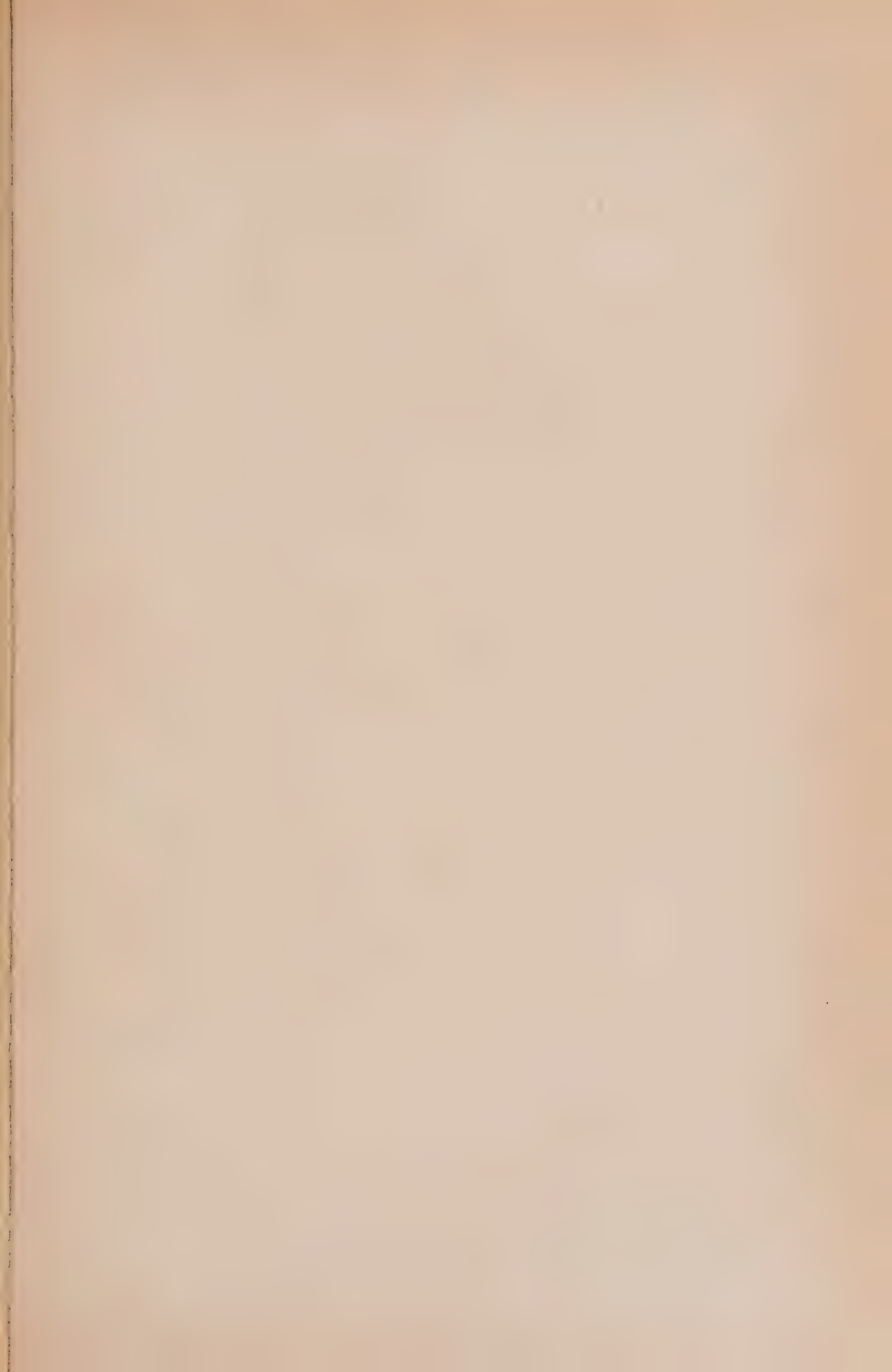
O.R.

S. hor

Strsr. v.







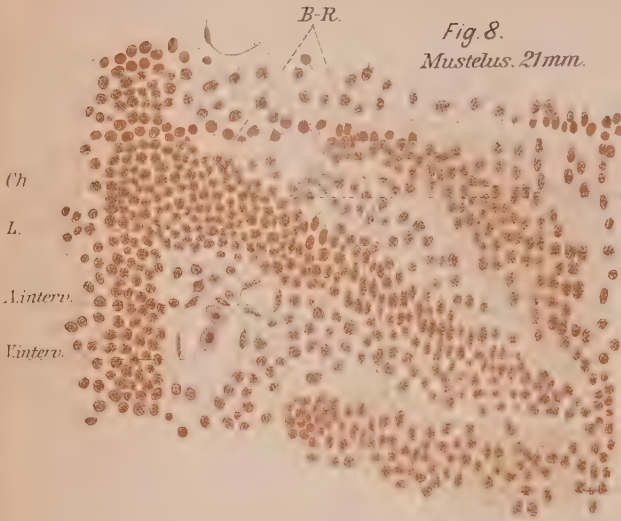


Fig. 8.  
*Mustelus*. 21mm.

Fig. 9.  
*Mustelus*. 35mm  
108<sub>7</sub>



Fig. 10.  
*Mustelus*. 48mm. 130<sub>7</sub>

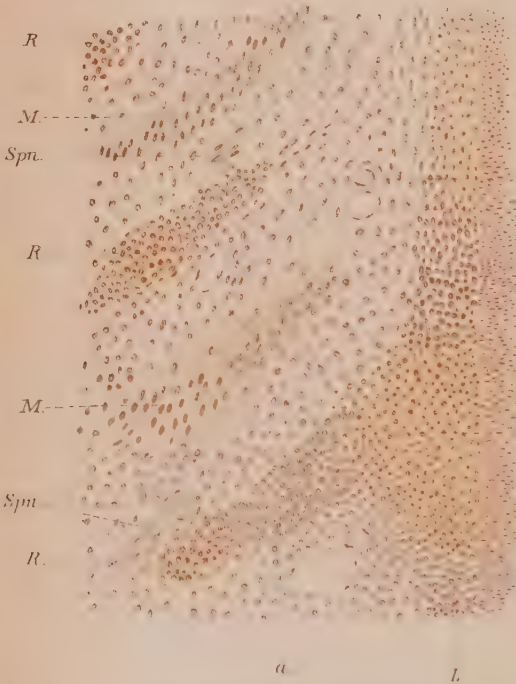


Fig. 11.  
*Mustelus* 48mm



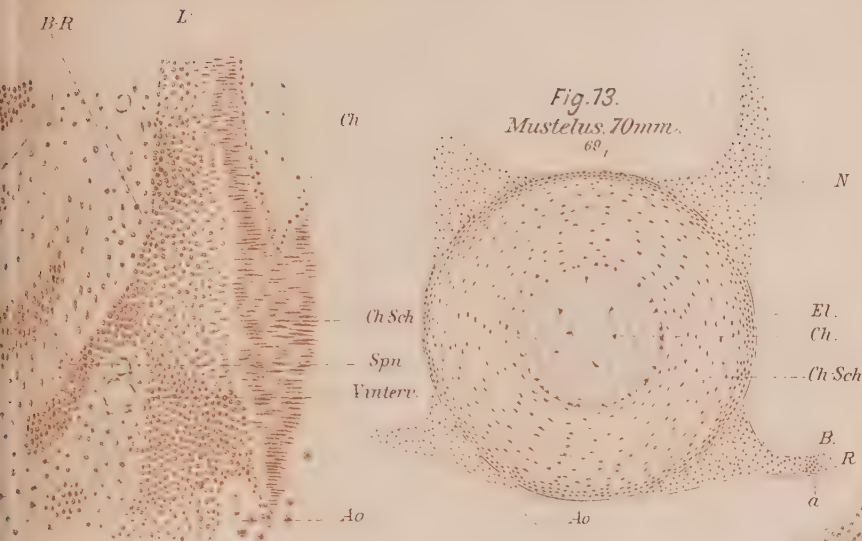






Fig 12.

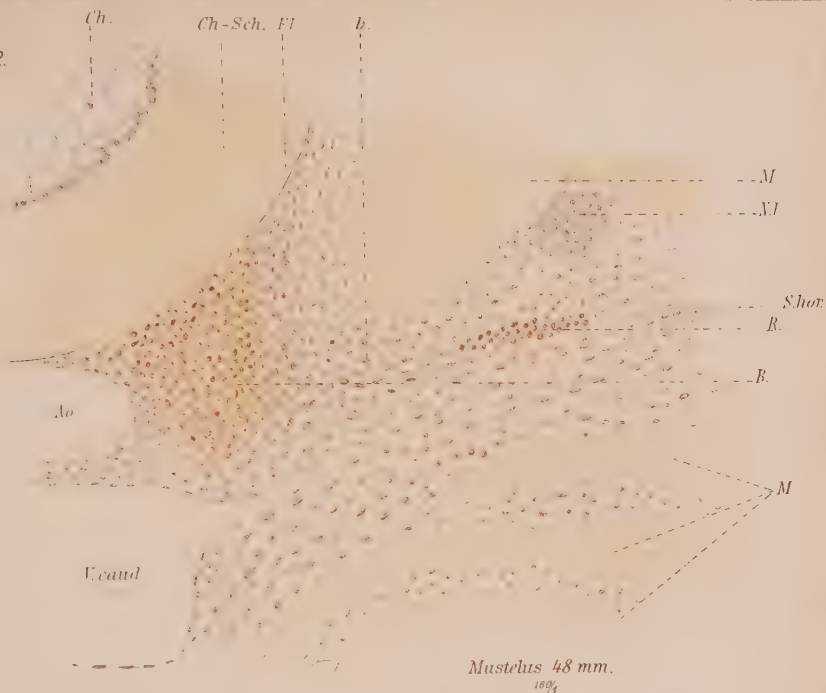


Fig 17.







Fig. 18.  
Torpedo 15 mm.  
100<sub>1</sub>

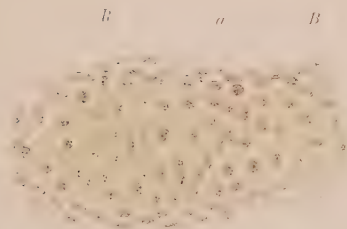


Fig. 14. Mustelus 70 mm.  
200<sub>1</sub>

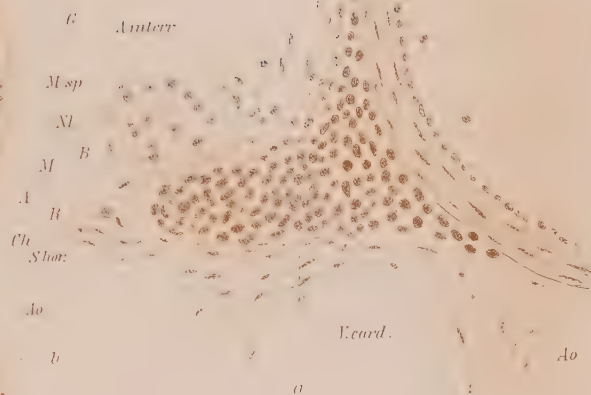


Fig. 15. Pristiurus 24 mm.  
290<sub>1</sub>

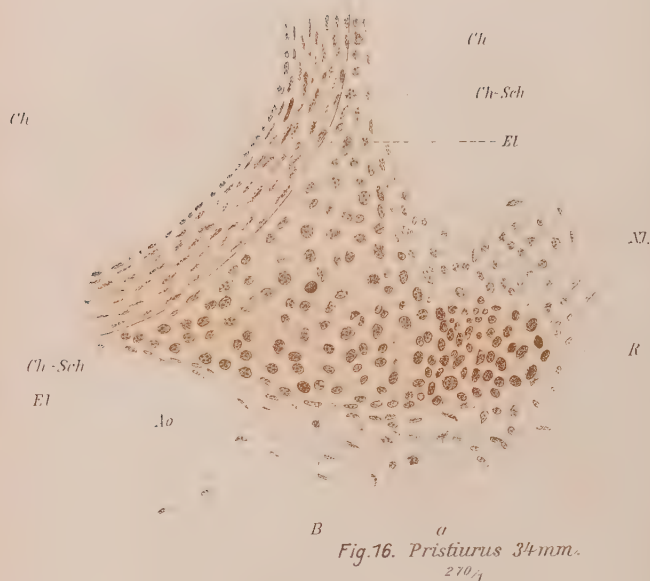


Fig. 16. Pristiurus 34 mm.  
270<sub>1</sub>

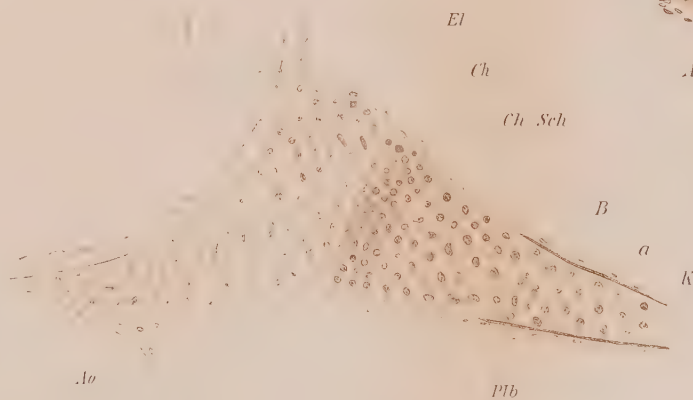


Fig. 20. Forelle 24 mm.  
290<sub>1</sub>



Fig. 19. Lachs 55 Tg.  
210<sub>1</sub>











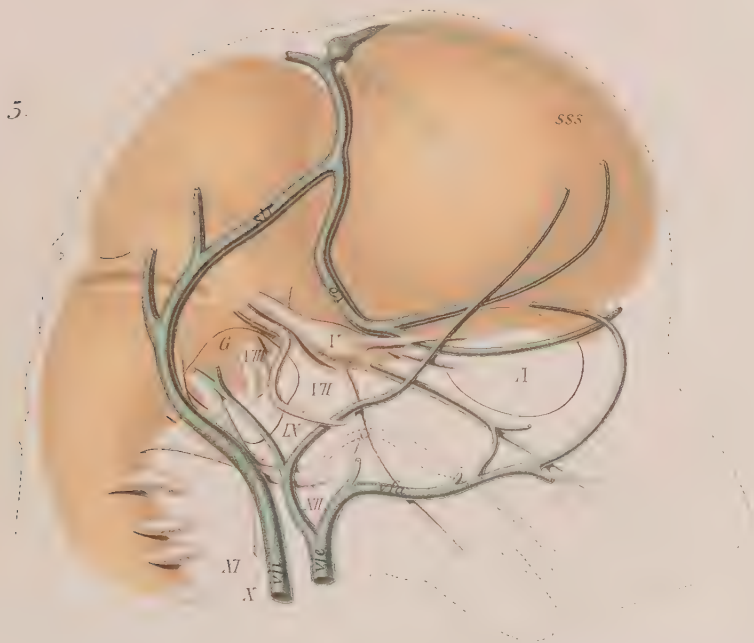




4.



5.





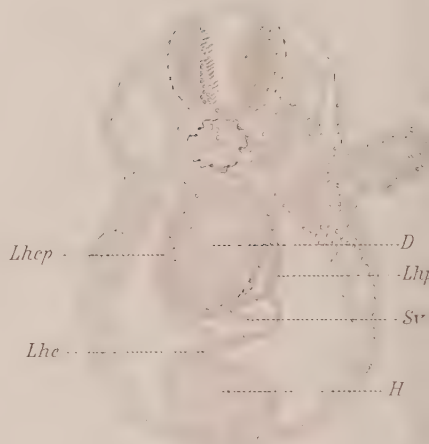




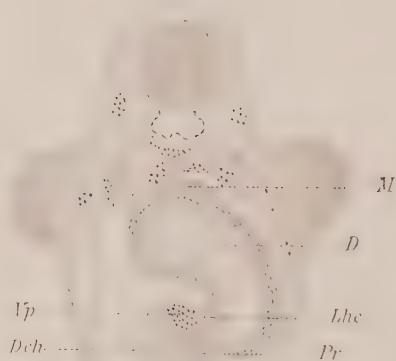
1.



2.



3.



4.



5.



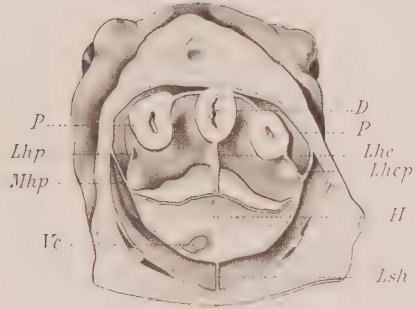
6.



7.



8.

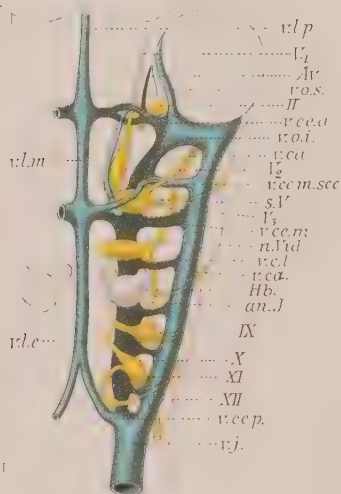




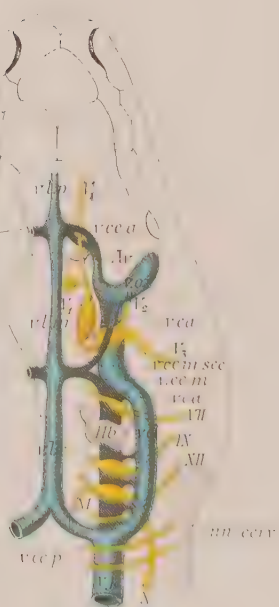




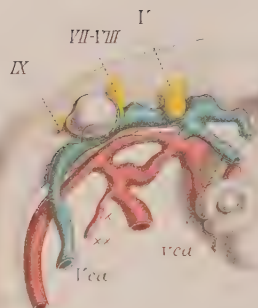
1.



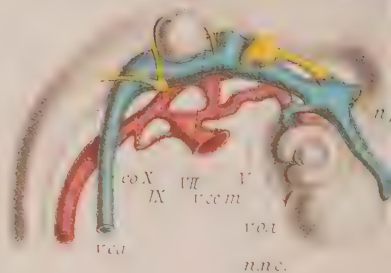
2



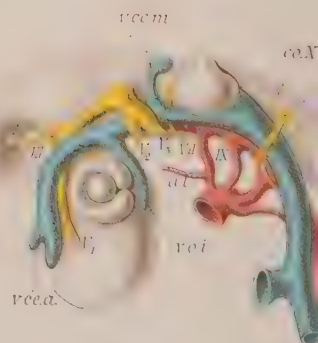
5.



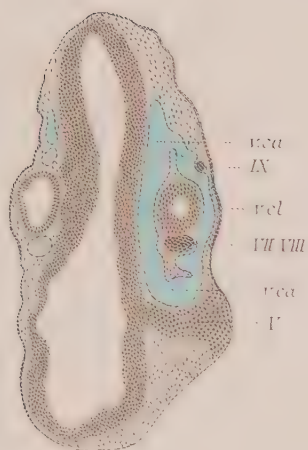
6.



17



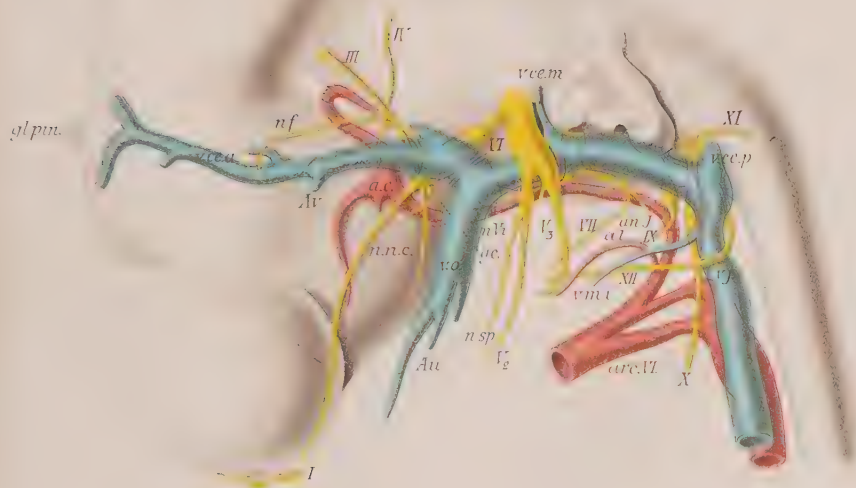
3.



4.



8.













6.



# Zur Entwicklungsgeschichte des N. facialis beim Menschen.

Von

**Prof. I. Popowsky**

in Tomsk.

---

Mit Tafel XXII—XXIV.

---

Die Frage von der Entwicklungsgeschichte des N. facialis beim Menschen steht in engem Zusammenhange mit der Frage von der Entwicklungsgeschichte der mimischen Muskulatur, da die Bildung der Anastomosen und Geflechte im Gebiete des N. facialis beim Menschen von dem Differenzierungsprocess der Gesichtsmuskulatur abhängt, wie dieses zuerst von Prof. GEGENBAUR ausgesprochen worden ist (9, Bd. II. pag. 448). Der betreffende Passus lautet: »Im Plexus parotideus besteht eine Auflösung und weitmaschige Durchflechtung der Faserzüge des Facialis. Aufwärts tretende Züge werden wieder abwärts abgelenkt, und umgekehrt, bilden mit anderen neue Kombinationen, woraus unter Wiederholung dieses Verhaltens eben das Geflecht entsteht. Für diese eigenthümliche Bildung wird als Causalmoment eine stattgefundene Umlagerung der Muskulatur des Antlitzes angenommen werden müssen, so dass jene Muskeln, die wir schon als Differenzirungen des Platysma betrachteten, nicht von vorn herein die ihnen zukommenden Lokalitäten einnehmen und mit ihrer Wanderung zugleich Veränderung in der Anordnung der zu ihnen gehörigen Facialiszweige hervorriefen.« Wir wissen gegenwärtig bereits genau, dass die mimische Muskulatur beim Menschen ein Produkt der Differenzirung des Platysma darstellt. Es ist uns ebenfalls bekannt, dass das Platysma sich im Gebiet des Hyoidbogens entwickelt. Von hier aus dehnt es sich nach oben und vorn



zum Kopfe zu aus und bildet um jede äußere Öffnung der spezifischen Sinnesorgane einerseits den Sphincter, andererseits die Dilatatores. Bei dieser Wanderung führt das Platysma auch seinen Nerv mit sich fort, welcher, entsprechend der Differenzirung des Muskels, sich seinerseits differenzirt, resp. in einzelne Zweige zerfällt; der Nervenstamm verdickt sich aus diesem Grunde, verändert seine ursprüngliche Lage, tritt in Verbindung mit anderen in dieser Region früher bestehenden und genetisch dem Antlitz zugehörigen Nerven (*N. trigeminus*) etc.<sup>1</sup>. Auf solche Weise erklärt sich die Bildung der Nervengeflechte, die Ausdehnung des *Pes anserinus major*, des *Ramus auricularis posterior et subcutaneus colli superior*; alle diese Zweige zusammengenommen, dessgleichen auch die Zweige zum hinteren Bauch des *M. biventer maxillae inferioris* und zum *M. stylohyoideus*, entsprechen dem *Ramus hyoideus* des *N. facialis* bei den niederen Thieren.

Als Hauptmoment bei der Bildung der Nervengeflechte im Gesicht muss man auf Grund der uns bis jetzt zu Gebote stehenden Daten der vergleichenden Anatomie die Differenzirung der Gesichtsmuskulatur ansehen. So kann ich auf Grund eigener Untersuchungen bestätigen, dass bei den niederen Ordnungen der Säugethiere (z. B. den Nagern [22]) nicht allein Geflechte, sondern auch Anastomosen der Zweige des *N. facialis* fehlen. Auch von Anastomosen zwischen den Zweigen des *N. facialis* und *N. trigeminus* kann bei ihnen keine Rede sein. Bei den Halbaffen — wie dieses RUGE (28) nachgewiesen hat — erscheinen bereits Anastomosen der Zweige des *N. facialis*, aber sie sind nicht zahlreich. Eine Geflechtbildung in der Region des *N. facialis* und Anastomosen zwischen den Zweigen des *N. facialis* und *N. trigeminus* finden wir zuerst bei den Primaten (RUGE [29], POPOWSKY [25]). Diese Erscheinung steht in vollkommener Übereinstimmung mit dem bedeutenden Progress der Gesichtsmuskulatur bei letzteren Thieren. Wenn das Faktum der vergleichenden Anatomie so festgestellt wird, dass die Differenzirung der Gesichtsnerven von der Differenzirung der Muskulatur abhängt, so kann dieses gleichwohl nur bedingungsweise zugelassen werden. Es ist möglich, dass zukünftige zahlreichere Untersuchungen, hauptsächlich im Gebiete der vergleichenden Embryologie, beweisen werden, — was im hohen Grade wahrscheinlich ist — dass eigentlich

<sup>1</sup> Die vergleichend-anatomischen und embryologischen Untersuchungen zeigen, dass der *N. trigeminus* im Gesicht sich viel früher entwickelt als der *N. facialis*.

das umgekehrte Verhältnis stattfindet, nämlich dass die Differenzirung der Muskulatur von der Differenzirung der Nerven abhängt, mit anderen Worten, dass das ursprüngliche Moment im gegebenen Falle gerade in der Differenzirung der Nerven (des N. facialis) bestand, in Folge dessen eine Differenzirung der peripherischen motorischen Nervenendorgane, d. h. der Muskeln eintrat.

Ich stelle mir den Entwicklungsprocess der Gesichtsmuskulatur im Thierreich folgender Weise vor. Nach Maßgabe der Entwicklung (am Kopfe) der äußeren mechanischen Apparate der specifischen Sinnesorgane (der Ohrmuschel, der Lippen etc.) werden beständige Erregungen reflektorisch (d. h. vom sensiblen Nerven — N. trigeminus — des äußeren mechanischen Apparates durch das Nerven-centrum auf den motorischen Nerv) durch den N. facialis auf das Platysma übertragen. Der N. facialis steigt nun in Folge dieser beständigen Erregungen von seinem ursprünglichen Gebiet — dem Hyoidbogen — in der Richtung zu den specifischen mechanischen Sinnesorganen empor. Von hier aus sich weiter entfaltend, zieht er auch seine peripherische Endigung — das Platysma — mit sich fort, welches sich entsprechend und in Abhängigkeit von der Fortbewegung und Differenzirung des Nerven, selbst differenzirt hat und in der Nähe der äußeren Apparate der Sinnesorgane in einzelne Muskeln, den Sphincter und die Dilatatores dieser Organe zerfallen ist. Ein solcher Gang der Entwicklung erscheint im hohen Grade wahrscheinlich. Er widerspricht durchaus nicht unserer Vorstellung, weder in Bezug auf das physiologische Verhalten des motorischen Nerven zu seiner peripherischen Endigung — dem Muskel, noch in Bezug auf den phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklungsgang des centrifugalen Nerven. In Anbetracht der uns bekannten Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Embryologie zur Entwicklung der centrifugalen Nerven (KLEINENBERG [20], EIMER [7], HERTWIG [15], V. HENSEN [13 und 14], W. HIS [16—19]), sind wir schon jetzt berechtigt anzunehmen, dass der Nerv und nicht der Muskel die ursprüngliche Triebfeder ist, welche den Muskelmechanismus (der die peripherische Endigung des Nerven darstellt) zur Differenzirung in Bewegung setzt. Es ist mir ganz unverständlich, wie der Muskel — ein peripherisches Gebilde, das vom Nerv abhängig ist — sich selbst willkürlich zuerst differenziren und danach eine Differenzirung des motorischen Nerven hervorrufen kann. Ich glaube im Gegentheil annehmen zu dürfen, dass die ursprünglichere Erscheinung im gegebenen Fall die Differenzirung des Nerven war,

und an zweiter Stelle erst die des Muskels. Aber wie dem auch sein mag, ob wir nun der Ansicht GEGENBAUR's in dieser Frage beipflichten oder der so eben ausgesprochenen, die faktische Sachlage wird dadurch durchaus nicht geändert. Die Thatsache, dass die Differenzirung der Nerven und die Differenzirung der Muskulatur im Gesicht in enger Verbindung und Abhängigkeit von einander stehen, bleibt als unumstößlich bestehen. Die nachfolgende Darlegung von Untersuchungen betreffs der Entwicklung des N. facialis beim Menschen wird in dieser Richtung neue, unzweifelhafte Beweise liefern.

Indem wir das Faktum von der gegenseitig von einander abhängigen Muskel- und Nervendifferenzirung feststellen, tragen wir noch nichts zur Lösung einer anderen Frage bei — nämlich der über die Grundursache, welche eine Entwicklung und Differenzirung der Gesichtsmuskulatur und des Nervensystems bei den Thieren hervorruft. Freilich hat GEGENBAUR und nach ihm auch WIEDERSHEIM (33, pag. 266) a priori die Abhängigkeit der Entwicklung der Gesichtsmuskulatur bei den Thieren von der Entwicklungsstufe des Gehirns behauptet. Letzterer sagt: »Sie (die mimische Muskulatur) steht in engstem Konnex mit dem psychischen Leben, ja, man kann sagen: sie steht in gerader Proportion zur Entwicklungsstufe des Gehirns.« Aber zur vollständigen Erkenntnis dieses Verhältnisses ermangelte es bis jetzt noch der genauen Data. Man könnte allerdings einige Erwägungen allgemeinen Charakters anführen, welche die so eben ausgesprochene Idee bis zu einem gewissen Grade bestätigen. So erscheint z. B. die mimische Muskulatur im Thierreich zuerst bei den Säugern; bei den niederen Klassen der Wirbelthiere ist dieselbe noch nicht vorhanden. Andererseits unterscheiden sich die Säuger scharf von den anderen Klassen der Wirbelthiere durch eine verhältnismäßig bedeutendere Entwicklung des Gehirns. Auf solche Weise kann man, im Allgemeinen gesprochen, das Erscheinen und die Entwicklung der mimischen Muskulatur bei den Thieren in eine gewisse Verbindung mit der Entwicklung des Gehirns bringen. Zu den verschiedenen Ordnungen der Säugethiere übergehend, können wir ferner, gestützt auf eigene Untersuchungen (24), zum Theil auf Grund der bekannten Forschungen RUGE's (28 und 29), Folgendes konstatiren: Je höher wir die Stufenleiter im Thierreich hinaufgehen, eine desto mannigfaltigere Differenzirung der Gesichtsmuskulatur werden wir nach und nach antreffen. So ist z. B. die mimische Muskulatur bei den Nagern schwächer entwickelt als bei den Raub-



thieren, bei den letzteren schwächer als bei den Hufthieren, bei diesen wiederum schwächer als bei den Halbaffen<sup>1</sup>, und schließlich am stärksten ist sie entwickelt bei den Primaten. Im engsten Zusammenhange damit steht auch die verschiedene Entwicklungsstufe des Gehirns bei diesen Thieren. Was nun die Ordnung der Primaten anbelangt, so kann man hier mit mehr Recht als irgendwo die Thatsache konstatiren, dass je entwickelter das Gehirn bei irgend einer der Gattungen der Primaten ist, eine desto mannigfaltigere Differenzirung der mimischen Muskulatur bei den Repräsentanten dieser Gattung angetroffen wird. So stehen z. B. in dieser Beziehung am niedrigsten die Acretopithecii: bei ihnen ist das Gehirn schwach entwickelt und die mimische Muskulatur befindet sich auf einer niederen Entwicklungsstufe. Dann folgen die Platyrrhini: nach Maßgabe der größeren Entwicklung des Gehirns bietet die mimische Muskulatur eine bedeutendere Differenzirung dar. An die letztere Affenart schließen sich unmittelbar die Catarrhini: das Gehirn ist bei ihnen entwickelter als bei den vorgenannten und zugleich macht auch die Gesichtsmuskulatur einen Schritt vorwärts. Darauf folgen die Anthropoiden. Unter den drei Repräsentanten derselben zeichnet sich der Orang-Utan durch eine größere Entwicklung des Gehirns aus; auch die Gesichtsmuskulatur zeigt sich bei ihm mehr differenzirt als beim Gorilla und Schimpanse (RUGE [29, 30]). Wenn wir jetzt zum Menschen übergehen, so treffen wir auch hier dieselbe Thatsache: das Gehirn des Negers steht dem des Weißen in der Entwicklung bei Weitem nach; dessgleichen zeigt die mimische Muskulatur des Negers eine viel geringere Entwicklung als die des Weißen (POPOWSKY [26]); sie erinnert uns in vielen Zügen an die Gesichtsmuskulatur des Orang-Utans. Gehen wir noch weiter: das Gehirn des Gebildeten ist mehr entwickelt als das des Ungebildeten. Man ver-

---

<sup>1</sup> Dass die Gesichtsmuskulatur bei den Halbaffen eine höhere Entwicklungsstufe einnimmt als bei den anderen Säugern (Nagern, Raubthieren, Hufthieren), zu Gunsten dessen spricht einerseits die schärfere Sonderung der Gesichtsmuskulatur vom Platysma, und andererseits die mehr hervortretende Differenzirung in einzelne selbständige Muskeln. Wenn man bei den niederen Ordnungen der Säuger (Nager, Raubthiere, Hufthiere) von höher entwickelten Gesichtsmuskeln spricht, so kann sich dieses nur auf die Ohrmuskeln beziehen. Obwohl nun sich die Ohrmuskeln bei den Primaten und beim Menschen auf einer weit niedrigeren Stufe der Entwicklung als bei anderen Säugern befinden, so kann demungeachtet dieser Umstand der Behauptung nicht im Wege stehen, dass im Allgemeinen die Gesichtsmuskulatur bei den Primaten und beim Menschen auf einer höheren Stufe steht, als bei anderen Ordnungen der Säuger.



gleiche die Mimik eines intelligenten, gebildeten Menschen mit der eines Ungebildeten. Welch großer Unterschied!

Das erste Auftreten neuer Muskeln beim Menschen kann man ebenfalls in Verbindung setzen mit der stärkeren Entwicklung des Gehirns. So ist es uns namentlich genau bekannt, dass der *M. transversus menti* und der *M. risorius*, wie auch einige andere in der Nähe des Mundes gelegene Muskeln (*Mm. incisivi superiores et inferiores*) zuerst beim Menschen auftreten. Dieser Umstand steht in Verbindung mit der größeren Entwicklung des menschlichen Gehirns und der damit im Zusammenhange stehenden Sprachfähigkeit. Wir sind schon jetzt im Stande zu erklären, auf welche Weise die größere Entwicklung des menschlichen Gehirns das Auftreten neuer Muskeln um den Mund hervorgerufen hat. Nach Maßgabe der größeren Entwicklung der Gehirnhemisphären beim Menschen, erfolgt, im physiologischen Sinne, die Sonderung einer bestimmten Parcellle des Stirntheiles (in der linken Hemisphäre), und zwar des hinteren Theiles der unteren Stirnwindung zu mehr oder weniger selbständigen Windungen (den Windungen BROCA's [4]), in welchen sich das psychische Centrum der Sprache lokalisirt. Es ist bekannt, dass bei der artikulirten Rede außer dem Kehlkopf die Veränderung der Form der Mundhöhle und der Mundöffnung eine wichtige Rolle spielt. Zur Erreichung des letzteren Zieles nun — zur Veränderung der Form der Mundöffnung — trat die Nothwendigkeit einer Muskeldifferenzirung um den Mund hervor. Auf solche Weise kann man das Auftreten neuer Muskeln um den Mund des Menschen mit der von ihm erlangten Fähigkeit zur artikulirten Sprachbildung in Verbindung setzen. Diese Fähigkeit aber steht in engem Zusammenhange mit der größeren Entwicklung des Gehirns.

In gleicher Weise lässt sich durch die größere Entwicklung des menschlichen Gehirns und die damit verbundene größere Entwicklung der psychischen Fähigkeiten des Menschen, wie auch, in Folge dessen, durch die Erwerbung gewisser konkreter Sinne zuerst beim Menschen das Auftreten neuer, um die Lidspalte belegener Muskeln erklären (*M. transversus glabellae*, *M. corrugator supercilii*, *M. zygomaticus minor*), Muskeln, welche zum Ausdruck bestimmter psychischer Eindrücke dienen.

Das Studium der Vertheilung der Äste des *N. facialis* in verschiedenen Perioden des embryonalen Lebens des Menschen und ihr

Verhalten zur Gesichtsmuskulatur bietet ein großes wissenschaftliches Interesse dar, einerseits zur Bestätigung der Ansicht über die morphologische Einheit der gesamten Gesichtsmuskulatur und dem Hervorgehen derselben aus dem Platysma, andererseits zur Begründung der Genese der einzelnen Gesichtsmuskeln.

Wenn einerseits die morphologische Einheit der Gesichtsmuskeln und ihr Ursprung aus dem Platysma auch ihre glänzendste Bestätigung namentlich in der Thatsache findet, dass diese Muskeln ihre Nervenzweige vom Facialis empfangen, welcher, wie die vergleichende Anatomie und Embryologie beweist, eigentlich dem Gebiet des Hyoidbogens angehört, demnach ursprünglich dem Gesichte ganz fremd erscheint und sich zusammen mit dem Platysma zum Gesicht verbreitet, so kann andererseits die Frage über die Genese der einzelnen Gesichtsmuskeln des Menschen ebenfalls in dieser Thatsache ihre Stütze finden.

Bei der Erklärung der Vertheilung der peripherischen Verzweigungen des Facialis bei menschlichen Embryonen werden wir das Verhalten der verschiedenen Zweige desselben zu den einzelnen Muskeln des Gesichts erläutern und unter Anderem aus einander setzen, welchen Antheil das Princip der Innervation an der Erklärung der Genese dieses oder jenes Muskels hat. Bei diesem Studium werden wir uns mit einer sehr interessanten Thatsache bekannt machen, nämlich der allmählichen Bildung der Geflechte im Bezirke des Facialis und der Entstehung von Anastomosen zwischen den Zweigen des N. facialis und des N. trigeminus. Dieser Umstand bietet ein um so größeres Interesse dar, als in den ersten Stadien der Entwicklung des menschlichen Embryo nicht nur keine Geflechte, sondern auch keine Anastomosen zwischen den Zweigen des N. facialis vorhanden sind. Von Anastomosen zwischen den Ästen des N. facialis und des N. trigeminus kann bei Embryonen in dieser Zeitperiode überhaupt noch keine Rede sein. Außerdem ist dieses Studium auch in der Hinsicht interessant, dass dadurch in der eklatantesten Weise die Abhängigkeit der Geflechtbildung der Zweige des Facialis von der Muskulatur-Differenzirung konstatiert wird. Denn in der That treten beim menschlichen Embryo zuerst Anastomosen und Verflechtungen zwischen den Zweigen des N. facialis gerade in jenen Bezirken auf, wo die Gesichtsmuskulatur zuerst anfängt eine Differenzirung zu zeigen, — das ist vorzugsweise in der Oberkieferregion. Und im Gegentheil, die allereinfachste Verbreitung der Zweige des N. facialis, ohne alle Bildung von Anastomosen, finden

wir dort, wo die Muskulatur ihren ursprünglichen Charakter bewahrt hat, wie z. B. im Nacken. Außerdem kann man ferner die Bildung von Anastomosen zwischen den Zweigen des N. facialis und des N. trigeminus beim menschlichen Embryo mit derselben Thatsache in Verbindung bringen, nämlich mit der allmählich auftretenden Differenzierung der Muskulatur in einigen Bezirken des Gesichts. Diese Erscheinung kann unmöglich eine zufällige sein.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen gehe ich zur Darlegung der Verbreitung der peripherischen Verzweigungen des Facialis in verschiedenen Perioden des embryonalen menschlichen Lebens über.

Als Material zu meinen Untersuchungen dienten mir 12 menschliche Embryonen verschiedenen Alters — von 2 bis 9 Monaten — und außerdem einige (8) Neugeborene. Alle diese Objekte wurden in Salpetersäure (5%) aufbewahrt und untersucht. Die Präparation und Untersuchung der kleineren Objekte geschah unter Zuhilfenahme eines REICHERT'schen Dissektions-Mikroskopes. Außerdem wurde zur Bestimmung des Charakters der anliegenden Gewebe ein Mikroskop von ZEISS zu Hilfe genommen. Da die Mehrzahl der Facialisäste unter der subcutanen Muskulatur gelegen ist, so musste ich zuerst letztere, d. h. das Platysma und die Gesichtsmuskeln untersuchen, wobei besondere Aufmerksamkeit auf die Verbindung derselben unter einander, wenn auch mittels sehr feiner und zarter Muskelbündel, zu richten war, und dann erst konnte zur Untersuchung der Verbreitungsart der Nerven geschritten werden. In Folge dessen ist es verständlich, dass letztere Untersuchung eine Zerstörung der früher präparirten Theile herbeiführen musste.

### Verbreitungsart des Nervus facialis beim menschlichen Embryo.

#### 1) Embryo von zwei Monaten.

Bei dem menschlichen Embryo von zwei Monaten erscheint der N. facialis bereits entwickelt; er liegt unter dem Rande des Unterkiefers im Bezirk des Hyoidbogens (Fig. 1). Er erstreckt sich in direkter Richtung von der Ohranlage bis zum Zungenbein. Hier endigt er in einem feinen Muskelplättchen, welches einen kleinen Raum einnimmt. Das ist der Keim des Platysma. Auf solche Weise zeigt sich das Platysma ebenfalls bereits entwickelt, es ist aber am Zungenbein belegen. Eine weitere Ausdehnung des Platysma nach hinten, unten und oben war nicht zu konstatiren. Eben so wenig

konnte ich selbst bei sorgfältiger, vielfach wiederholter mikroskopischer Untersuchung an einigen Objekten (drei) eine subcutane Muskulatur im Gesichte entdecken, obgleich hier die Zweige des *N. trigeminus* bereits existirten.

Dieser thatsächliche Zustand bei dem zweimonatlichen menschlichen Embryo erscheint in vieler Beziehung sehr wichtig. Er konstatirt: 1) dass der *N. facialis* und das *Platysma* sich beim Menschen im Bezirk des Hyoidbogens entwickeln und folglich ursprünglich dem Gesichte ganz fremd sind; 2) dass das *Platysma* sich zuerst in Form eines feinen Muskelplättchens bei dem Zungenbein entwickelt; 3) dass im Gesichte in diesem Stadium noch keine subcutanen Muskeln und *Facialisäste* existiren, obgleich die Zweige des *N. trigeminus* schon entwickelt sind.

## 2) Embryo von drei Monaten (Fig. 2).

Bei dem dreimonatlichen menschlichen Embryo verläuft der Stamm des *N. facialis* noch unter dem Rande des Unterkiefers. Man kann bemerken, dass er in einige Ästchen zerfällt: 1) ein Ästchen, welches bogenförmig vorwärts und nach unten verläuft und im oberen Theil des *Platysma* endigt, — das ist der ursprüngliche *N. subcutaneus colli superior*; dabei ist bemerkenswerth, dass eine Anastomose zwischen ihm und dem bereits entwickelten *N. subcutaneus colli medius*, welcher im unteren Theil des *Platysma* endigt, zu konstatiren nicht möglich war; 2) ein zweites Ästchen, welches hinter dem Ohr zur Muskelschicht nach hinten zum Nacken verläuft (*M. auriculo-occipitalis*), — das ist der *N. auricularis posterior*; 3) ein drittes Ästchen, welches nach vorn zu einem Muskelplättchen verläuft, welches sich zwischen der Lid- und Mundspalte hinzieht, ist der *N. supramaxillaris*; 4) ein viertes und letztes, äußerst feines Ästchen, welches schräg nach oben und nach vorn zur Schläfe verläuft, ist der *N. temporalis*. Außer den soeben aufgezählten Hauptzweigen entsendet der *N. facialis* sogleich bei seinem Austritt aus dem Schädel ebenfalls ein feines Ästchen zu den Muskeln, welche ihre Richtung zum Zungenbein nehmen, — *Mm. stylo-hyoideus* und hinterer Bauch des *M. biventer*.

Die Theilung des Stammes des *N. facialis* in vier Ästchen, welche ihre Richtung nach unten zum Halse, nach hinten zum Nacken, nach vorn zur Oberkieferregion und nach oben zur Schläfe nehmen, weist darauf hin, dass das *Platysma* in diesem Stadium bereits eine



Tendenz zur Ablenkung von seinem ursprünglichen Bezirk, dem Hyoidbogen, nach diesen vier Richtungen hin erhalten hat. Die einzelnen Phasen dieser Stellveränderung des Platysma zu verfolgen ist äußerst schwierig, wenigstens ist es mir aus Mangel an betreffendem Material nicht gelungen. Vielleicht dass andere Forscher in dieser Hinsicht glücklicher sein werden. Ich kann nur konstatiren, dass das Platysma in dieser Zeitperiode sich vom Halse zum Kopf verbreitet und ohne jede Unterbrechung seinen Weg zu den Gesichtsmuskeln fortsetzt: die letzteren bilden zusammen mit dem Platysma eine kontinuierliche, nicht gesonderte Muskelschicht und nicht allein in der Oberkieferregion, sondern auch in der Schläfen- und Nackenregion. Auf solche Weise findet der von GEGENBAUR ausgesprochene Gedanke, dass die Gesichtsmuskeln des Menschen aus dem Platysma hervorgehen, vom Gesichtspunkte der Ontogenese aus seine glänzende Bestätigung, worüber ich bereits Gelegenheit hatte, mich in einem Artikel über die Gesichtsmuskulatur des Negers (POPOWSKY, 26) auszusprechen.

Dem primitiven Zustande der Gesichtsmuskulatur bei dem dreimonatlichen menschlichen Embryo, bei welchem noch keine Spur einer beginnenden Differenzirung der Muskeln vorhanden ist, entspricht durchaus eine eben so einfache Vertheilung der Zweige des N. facialis, ohne alle Andeutung zur Bildung irgend welcher Anastomosen zwischen den einzelnen Zweigen.

### 3) Embryo von vier Monaten (Fig. 3).

An dem Embryo von vier Monaten erblickt man eine weitere Entwicklung der Zweige des N. facialis. Sie besteht darin, dass der N. temporalis bald nach seiner Sonderung vom Facialisstamme in drei Äste zerfällt, von denen der hintere nach oben und nach hinten verläuft und in dem noch vereinigten Muskel, welcher den M. auricularis anterior und M. auricularis superior umfasst, endigt; der mittlere Ast verläuft nach oben und nach vorn und endigt im M. frontalis und in dem Oberlidtheil des M. orbicularis oculi, und der untere Ast, welcher dieselbe Richtung einschlägt wie der mittlere, erreicht den äußeren Lateraltheil des M. orbicularis oculi und M. zygomaticus, welche mit einander vereinigt sind. Hierbei muss man bemerken, dass alle diese Äste eben so wie diejenigen, von welchen später die Rede sein wird, sich in ihrem Verlaufe dichotomisch verzweigen.

Ferner zerfällt der N. supramaxillaris, welchen man seiner Dicke wegen für eine unmittelbare Fortsetzung des Facialisstammes halten kann, bald in zwei Äste, den oberen und den unteren, welche in ihrem weiteren Verlaufe durch eine Anastomose mit einander verbunden sind<sup>1</sup>, die ihre Richtung von hinten und oben nach vorn und unten nimmt. Der obere Ast endigt in der oberflächlichen Schicht der Muskeln, welche zwischen der Lid- und Lippenspalte, Mm. orbicularis oculi, levatores labii superioris, belegen sind, und der untere Ast endigt in der tiefen Muskelschicht — M. orbicularis-buccinator.

Der N. inframaxillaris<sup>2</sup> biegt sich parallel dem Rande des Unterkiefers zu den Muskeln der Unterlippe; außerdem entsendet er in seinem Verlaufe drei Zweige zum Platysma.

Schließlich verläuft der N. auricularis posterior zum Nacken und endigt im M. auriculo-occipitalis.

Die soeben beschriebene Erscheinung der weiteren Entwicklung der Nerven entspricht vollkommen der beginnenden Differenzirung der Gesichtsmuskulatur. Und in der That wird bereits in diesem Stadium die Sonderung der Gesichtsmuskulatur vom Platysma zur Regel; letzteres steht nur hie und da in primitiver Verbindung mit den Gesichtsmuskeln — dieses findet statt am Nacken, an der Unterlippe und in der Nähe des Mundwinkels. Die im Bezirk der Schläfe gelegenen Muskeln aber sind bereits einer Sonderung vom Platysma unterworfen und haben in ihrer Entwicklung einen Schritt vorwärts gemacht, welcher darin besteht, dass der M. frontalis sich vom M. auricularis anterior, der mit dem M. auricularis superior noch ein Ganzes bildet, abgetheilt hat. In einiger Beziehung entspricht dem Progress in der Muskulatur des Schläfenbezirks das Zerfallen des N. temporalis in die drei oben angeführten Zweige.

Die in der Oberkieferregion gelegenen Muskeln sind außer der Sonderung vom Platysma ebenfalls einer beginnenden Differenzirung unterworfen, welche in der Sonderung der oberflächlichen Schicht (Mm. levatores labii superioris) von der tiefen (M. orbicularis-buccinator) besteht. Als Pendant dazu ist auch der N. supramaxillaris

<sup>1</sup> Bei einem anderen Embryo von vier Monaten habe ich diese Anastomose nicht angetroffen.

<sup>2</sup> So werden wir den Nerv benennen, welcher längs des Unterkiefers verläuft und sich in einem weiteren Stadium der Entwicklung, wie wir sehen werden, in zwei Nerven, den N. subcutaneus colli superior und den N. marginalis, zu theilen pflegt.

einer Theilung in zwei Äste unterworfen, welche mit einander mittels einer Anastomose verbunden sind. Das Erscheinen dieser Anastomose kann uns gewissermaßen als Andeutung dienen, dass eine genetische Verwandtschaft zwischen einigen Gliedern der oben genannten Muskeln der oberflächlichen und tiefen Schicht besteht. In der That erweisen die vergleichend-anatomischen Data (RUGE, 28), dass der *M. levator labii superioris proprius* zum System der tiefen Muskelschicht — *M. orbicularis-buccinator* gehört und ein Abkömmling dieser Schicht ist, während die *Mm. levator* und *orbicularis oculi* Abkömmlinge der oberflächlichen Schicht — *M. platysma-zygomaticus* bilden.

#### 4) Embryo von vier bis fünf Monaten (Fig. 4).

Am Schlusse des vierten oder zu Anfang des fünften Monats erfolgt die Theilung des *N. temporalis* in zwei isolirte Äste, dem hinteren und dem vorderen, oder, um es genauer auszudrücken, diese beiden Äste gehen selbständig aus dem *N. supramaxillaris* hervor, indem der *Facialisstamm* den Eindruck macht, als ob er kurz nach seinem Hervortreten aus dem Schädel durch das *Foramen stylo-mastoideum* sich in zwei Nervenäste theile: den *N. supramaxillaris* und den *N. inframaxillaris*.

Der hintere Ast des *N. temporalis* steigt ganz vertikal empor und biegt sich zu den *Mm. auricularis superior* und *auricularis anterior*, welche noch mit einander verbunden sind, wobei er unterwegs ein feines Ästchen zu den kleinen Muskeln der Ohrmuschel entsendet.

Der vordere Ast des *N. temporalis* verläuft schräg nach oben und indem er sich dichotomisch verzweigt, endigt er im *M. frontalis* und in dem oberen Lidtheil des *M. orbicularis oculi*. Diese beiden Nerven sind von der oberflächlichen Schläfenfascie bedeckt.

Der *N. supramaxillaris* verläuft zur Oberkieferregion und entsendet unterwegs ein feines Ästchen zum lateralen Theil des *M. orbicularis oculi* und zu dem *M. zygomaticus*, welche mit einander vereinigt sind. Ferner theilt sich der *N. supramaxillaris* unter dem *M. zygomaticus* in zwei Äste, den oberen und den unteren, die mit einander durch eine Anastomose verbunden sind, welche von unten und hinten nach oben und vorn gerichtet ist. Der obere Ast endigt im unteren Lidtheil des *M. orbicularis oculi* und in den *Mm. levatores labii superioris*, während der untere Ast in den *Mm. orbicularis-buccinator* tritt.

Was den N. inframaxillaris anbetrifft, so verläuft er über dem Rande des Unterkiefers und ihm parallel zu den Muskeln der Unterlippe. Gleich beim Anfang entsendet er den N. subcutaneus colli superior, welcher sich bogenförmig nach unten und nach hinten windet und, sich dichotomisch in zwei Äste theilend, im Platysma endigt. Eine Anastomose zwischen ihm und dem N. subcutaneus colli medius zu konstatiren war nicht möglich. Der Stamm des N. inframaxillaris (N. marginalis<sup>1</sup>) selbst zerfällt in zwei Äste, den oberen und den unteren, von welchen der obere in dem Unterlippentheil des M. orbicularis oris endigt, und der untere in dem M. quadratus labii inferioris und M. triangularis(?).

Außerdem geht von dem N. marginalis ein sehr feines Ästchen — der N. intermedius<sup>2</sup> — aus, welches zum Mundwinkel verläuft und zur Versorgung des M. buccinator bestimmt ist.

Der Theilung des N. inframaxillaris in zwei Äste entspricht vollkommen die beginnende Differenzirung der Muskulatur an der Unterlippe, welche Differenzirung im Erscheinen des M. quadratus und triangularis besteht. Der N. auricularis posterior zeigt keine Eigenthümlichkeiten.

##### 5) Embryo von fünf bis sechs Monaten (Fig. 5).

Am Schlusse des fünften oder zu Anfang des sechsten Monats kann man die Anzeichen einer ferneren Differenzirung der Nerven beobachten, welche hauptsächlich den N. temporalis und den N. supramaxillaris betrifft.

Auch hier theilt sich der N. facialis bei seinem Hervortreten aus dem Schädel in zwei Äste, den N. supramaxillaris und den N. inframaxillaris. Von dem N. supramaxillaris gehen zwei Äste aus, welche dem N. temporalis entsprechen. Der hintere Ast des N. temporalis theilt sich, nachdem er einen Nerv zu den an der Ohrmuschel gelegenen Muskeln abgegeben, in zwei Äste, von denen der vordere im M. auricularis anterior endigt und der hintere, sich

<sup>1</sup> Diese Benennung muss man der anderen — N. subcutaneus mandibulae — vorziehen, weil letztere der topographischen Lage des Nerven nicht entspricht: der Nerv liegt unter dem Platysma und nicht unter der Haut.

<sup>2</sup> Mit diesem Namen werden wir Nerven bezeichnen, welche zwischen den beiden Hauptstämmen, dem N. supramaxillaris und dem N. inframaxillaris belegen sind und entweder aus dem einen oder aus dem anderen, oder aber aus beiden entspringen.



dichotomisch verzweigend, an den *M. auricularis superior* heranreicht.

Der vordere, entwickeltere Ast des *N. temporalis* ist durch eine Anastomose mit dem Stamme des *N. supramaxillaris* selbst verbunden. Diese Anastomose verläuft in annähernd horizontaler Richtung, in Folge dessen sich eine in die Länge gezogene dreieckige Nervenschlinge bildet. Dann nimmt der vordere Ast des *N. temporalis* seine Richtung schräg nach oben und nach vorn und zerfällt in einer Entfernung von 1 cm vom lateralen Augenwinkel in drei dichotomisch sich verzweigende Ästchen, von welchen das obere für den *M. frontalis*, das mittlere für den oberen Lidtheil des *M. orbicularis oculi* und das untere für den lateralen Theil des letzteren Muskels wie auch für den Anfang des *M. zygomaticus* bestimmt ist.

Der *N. supramaxillaris* zerfällt, nachdem er zwei feine, dichotomisch sich verzweigende, zum *M. zygomaticus* verlaufende Ästchen abgegeben, in zwei Äste, den oberen und den unteren. Der obere Ast verläuft unter dem *M. zygomaticus* und über dem *M. levator labii superioris proprius* zum inneren Augenwinkel und endigt im *M. levator communis*, wobei er unterwegs zwei sehr feine Ästchen zum unteren Lidtheil des *M. orbicularis oculi* entsendet. Der untere Ast des *N. supramaxillaris* verläuft unter dem *M. zygomaticus* und unter dem *M. levator labii superioris proprius* zur Oberlippe und endigt, dichotomisch sich theilend, in letzterem Muskel und in dem oberen Lippentheil des *M. orbicularis oris*. Am Anfang des Astes entspringt ein feiner Zweig (*c*), der nach unten und nach vorn zu dem sich differenzirenden *M. caninus* verläuft.

Außerdem geht vom Anfangstheil des *N. supramaxillaris* ein langer Ast (*N. intermedius*) aus, der sich zum Mundwinkel biegt; unterwegs entsendet er einige kleine Zweige (*b, b, b*) zum *M. buccinator* und endigt selbst, dem Anscheine nach, im *M. orbicularis oris*.

Die Vergleichung des Zustandes der Verzweigungen des *N. supramaxillaris* bei einem fünfmonatlichen Embryo mit dem eines viermonatlichen offenbart einen wesentlichen Unterschied in dreifacher Hinsicht: 1) der *M. levator labii superioris proprius* erhält beim fünfmonatlichen Embryo seine Innervation von dem Nerven, welcher für das tiefe Muskelsystem — *M. orbicularis-buccinator* — bestimmt ist, während beim viermonatlichen Embryo der genannte Muskel von jenem Nerven innervirt wird, welcher zur Versorgung der oberflächlichen Muskeln — *Mm. orbicularis oculi* und *levator communis* —

dient; 2) aus dem unteren Aste des N. supramaxillaris entspringt ein besonderer kleiner Zweig, der für den erscheinenden M. caninus bestimmt ist; 3) der N. intermedius entspringt hier aus dem N. supramaxillaris und nicht aus dem N. inframaxillaris, wie dieses bei dem viermonatlichen Embryo stattfindet. Der N. inframaxillaris theilt sich in einiger Entfernung von seiner Ursprungsstelle in zwei Nerven: den N. subcutaneus colli superior und den N. marginalis.

Der N. subcutaneus colli superior wendet sich bogenförmig nach unten und nach hinten und erreicht das Platysma. Eine Anastomose zwischen ihm und dem N. subcutaneus colli medius ist noch nicht vorhanden.

Der N. marginalis zerfällt seinerseits in zwei Äste, von denen der untere zum M. quadratus und zum M. triangularis und der obere zum M. orbicularis oris verläuft.

Auch hier entspricht der Theilung der Nerven, des N. inframaxillaris und ferner des N. marginalis in zwei Äste die weitere Differenzirung der Muskulatur an der Unterlippe, welche Differenzirung einerseits in einer beginnenden Absonderung der Muskeln vom Platysma und andererseits in einer weiteren Entwicklung des M. quadratus und des M. triangularis oris besteht.

Der N. auricularis posterior fährt fort denselben primitiven Charakter an sich zu tragen, wie es hier der noch fehlenden weiteren Muskeldifferenzirung entspricht.

#### .6) Embryo von sechs bis sieben Monaten (Fig. 6).

Hier erscheinen einige Eigenthümlichkeiten in der Art der Verzweigung des Facialis. Diese Eigenthümlichkeiten bestehen hauptsächlich in dem Auftreten zweier Nervenschlingen von dreieckiger Form: a) einer in der Parotissubstanz belegenen Schlinge zwischen dem hinteren Ast des N. temporalis und dem Facialisstamm, und b) einer zweiten Schlinge zwischen dem N. inframaxillaris und dem N. supramaxillaris, welche vor der Parotis gelegen ist.

Weitere Eigenthümlichkeiten betreffen die Theilungsstellen des Facialisstammes. Bei den bisher untersuchten Embryonen begegneten wir stets einer Theilung des Facialisstammes in zwei Hauptäste (N. supramaxillaris und N. inframaxillaris) kurz nach seinem Austritte aus dem Schädel, während die Theilung des Facialisstammes in die benannten beiden Äste bei obigem Objekte weit nach vorn stattfindet, und zwar beim Austritte des Nerven aus der Parotis.

Man muss annehmen, dass diese Erscheinung eine rein zufällige ist und eine Varietät vorstellt, da das Zerfallen des Facialis in seine beiden Hauptäste gleich nach seinem Hervortreten aus dem Schädel beim menschlichen Embryo eine beständige Erscheinung zu sein pflegt. In Folge der soeben erwähnten Eigenthümlichkeit sondern sich die Äste, welche den N. temporalis bilden, bei diesem Embryo nicht vom N. supramaxillaris ab, wie es bei den früher untersuchten Embryonen der Fall war, sondern vom Facialisstamm selbst.

Was einige Details der Vertheilungsart der Facialisäste bei diesem Embryo anbetrifft, so kann ich darüber nur Folgendes bemerken: Der M. levator labii superioris proprius erhält seine Innervation von dem Nerven, welcher aus dem oberen Ast des N. supramaxillaris entspringt und für die oberflächlichen Muskeln — M. levator communis und den Unterlidtheil des Orbicularis oculi bestimmt ist; der M. caninus aber empfängt den Nerven (c), der aus dem unteren Ast des N. supramaxillaris hervorgeht und für die tiefen Muskeln — Orbicularis-buccinator — bestimmt ist.

Der N. intermedius geht aus dem N. inframaxillaris hervor und entsendet Äste zum M. buccinator und M. orbicularis oris.

Der N. inframaxillaris zerfällt wie gewöhnlich in zwei Äste, den N. subcutaneus colli superior für das Platysma und den N. marginalis für die Muskeln der Unterlippe. Eine Anastomose zwischen dem N. subcutaneus colli superior und N. subcutaneus colli medius hat sich noch nicht entwickelt.

## 7) Embryo von sieben bis acht Monaten.

Bei zwei Embryonen von 7—8 Monaten, die meinen Untersuchungen zu Gebote standen, konstatierte ich einen in jedem derselben verschiedenen Zustand.

Bei einem (Fig. 7) bestand die Eigenthümlichkeit in dem Vorhandensein zweier langgestreckter Nervenschlingen: a) einer, in Folge des Auftretens einer Anastomose zwischen dem N. inframaxillaris und dem N. supramaxillaris (diese Schlinge liegt in der Parotissubstanz), und b) einer zweiten Schlinge, in Folge des Vorhandenseins einer Anastomose zwischen dem Stamme des N. supramaxillaris und dem unteren Aste dieses Nerven, der für das tiefe Muskelsystem — M. orbicularis-buccinator — bestimmt ist. Diese zweite Schlinge ist vor der Parotis und über dem Ductus Stenonianus gelegen. Von dem unteren Arme dieser Schlinge geht der N. intermedius hervor,

welcher sich zum Mundwinkel biegt und den M. buccinator und zum Theil den M. orbicularis oris innervirt. Ferner entspringen aus ihm zwei kleine Ästchen (*c, c*) zum M. caninus.

Bei dem zweiten Embryo (Fig. 8) wurden andere Eigenthümlichkeiten gefunden. Zunächst springt eine langgestreckte Schlinge im Verlaufe des N. supramaxillaris-Stammes in die Augen, welche in der Parotissubstanz gelegen ist. Durch diese Schlinge gehen die A. temporalis superficialis und V. facialis posterior hindurch. Aus dem oberen nach oben gewölbten Arme dieser Schlinge entspringen nach einander folgend drei Äste des N. temporalis. Sie verlaufen unter der oberflächlichen Schläfen-Fascie ganz vertikal zur Schläfe. Der hintere Ast zerfällt alsbald in zwei Nerven, von denen der hintere sich bogenförmig zu den kleinen Ohrmuschel-Muskeln biegt und der vordere, sich dichotomisch theilend, mit einem nach vorn gewölbten Bogen zum M. auricularis superior emporsteigt, wobei er unterwegs ebenfalls den M. helicis innervirt. Der mittlere Ast erhebt sich ausschließlich zum M. auricularis anterior. Der vordere Ast steigt Anfangs ebenfalls ganz vertikal in die Höhe und zerfällt in drei Nerven, von denen der hintere und der mittlere die vertikale Richtung beibehalten und sich dichotomisch theilend zum M. frontalis begeben; der vordere verläuft mit einer scharfen Wendung nach vorn zu letzterem Muskel und zum Oberlidtheil des M. orbicularis oculi. Vergleicht man die Vertheilung der Nervenäste in der Schläfenregion bei diesem Embryo mit anderen, so zeigt es sich, dass in dieser Beziehung ein bedeutender Unterschied zwischen denselben besteht. Während bei diesem Embryo die Nervenäste der Schläfenregion einen vollkommen vertikalen Gang einhalten und von den orbitalen Ästen ziemlich weit entfernt sind, näherten sie sich einander bei den früher von mir untersuchten Embryonen und zeigten einen mehr oder weniger schrägen Aufstieg. Hierüber folgt übrigens unten Genaueres.

Ferner gehört zur Zahl der hervorragenden Eigenthümlichkeiten bei diesem Embryo das Vorhandensein einer Anastomose zwischen dem Stamme des N. supramaxillaris und dem N. intermedius; letzterer Nerv bildet aber einen Ast des N. marginalis. Diese Anastomose ist in fast vertikaler Fläche belegen; von ihr gehen drei Nerven (*b, b, b*) zum M. buccinator aus.

Schließlich muss ich noch des Vorhandenseins einer Anastomose zwischen dem N. subcutaneus colli superior und dem N. subcutaneus colli medius erwähnen. Hier ist es am Platz, zu bemerken, dass diese Anastomose, nach meinen Beobachtungen, durchaus kein be-



ständiges Vorkommen zu sein pflegt, wie sie denn auch bei dem anderen von mir untersuchten achtmonatlichen Embryo gar nicht entwickelt war und ich sie ebenfalls bei einigen Neugeborenen nicht angetroffen habe, wenngleich sie bei anderen (Neugeborenen) gut zum Ausdruck gelangt.

Am Schlusse des achten oder gegen Anfang des neunten Monats ist die Anordnung der Zweige des Facialis in den Hauptzügen dieselbe, wie wir sie soeben kennen gelernt haben. Nicht in dieser Anordnung liegt die Besonderheit, sondern darin, dass man in dieser Zeitperiode das Auftreten von Anastomosen zwischen den Zweigen des N. facialis und des N. trigeminus konstatiren kann. Zuerst erscheinen die Anastomosen in der Oberkieferregion zwischen den Zweigen des N. supramaxillaris und des N. infraorbitalis, und ein wenig später in der Schläfenregion zwischen den Zweigen des N. temporalis und des N. auriculo-temporalis und N. subcutaneus malae. In anderen Regionen konnte ich bei den Embryonen keine Anastomosen mit dem N. trigeminus antreffen. Letztere erscheinen viel später; gewöhnlich, obgleich nicht immer, begegnet man ihnen bei Neugeborenen.

Ich gehe jetzt zur Erörterung der Vertheilung der Facialisäste bei Neugeborenen über.

### Neugeborene.

Es stand mir ein ziemlich reichhaltiges Material an Neugeborenen zur Verfügung und zwar acht Objekte: fünf Mädchen und drei Knaben. Die Untersuchung dieses Materials, welche, wie ich im Voraus anführen kann, bemerkenswerthe individuelle Verschiedenheiten in der Vertheilungsart der Facialisäste aufwies, gab mir die Möglichkeit, im Verein mit den Daten, welche aus der Untersuchung des Facialis bei Embryonen gewonnen waren, eine ganze Reihe von Entwicklungsstufen aufzustellen und sogar ein vollständiges Bild der ontogenetischen Entwicklung des Facialis beim Menschen zu zeichnen.

Bei jedem Neugeborenen fand ich stets irgend eine Besonderheit, bald in dieser, bald in jener Region, wobei in einer Region ein mehr primitiver Zustand vorhanden sein konnte, während in der anderen eine bedeutende Differenzirung eingetreten war. In Folge dessen stellt sich die Nothwendigkeit heraus, den thatsächlichen Zustand der Vertheilungsart der Facialis-Verzweigungen bei jedem Neugeborenen besonders darzulegen.

## I. (Fig. 9.)

Bei einem neugeborenen Mädchen kann man noch mit vollem Recht von einer Theilung des Facialisstammes kurz nach seinem Austritt aus dem Schädel in zwei Hauptäste, den N. supramaxillaris und den N. inframaxillaris, sprechen.

Im Verlaufe des Stammes des N. supramaxillaris bemerkt man eine langgestreckte Nervenschlinge in der Parotissubstanz. Von dem oberen, nach oben gewölbten Arm dieser Schlinge gehen zwei Äste aus, welche den N. temporalis bilden, von denen der hintere alsbald in zwei Nerven zerfällt, den hinteren und den vorderen. Der hintere Nerv, welcher mit dem N. auriculo-temporalis anastomosirt, verläuft in einem nach vorn gestreckten Bogen zum M. auricularis superior und entsendet ebenfalls einen Ast zu den kleinen Muskeln der Ohrmuschel. Der vordere Nerv steigt vertikal zum M. auricularis anterior empor, welcher sich noch in primitiver Vereinigung mit dem M. auricularis superior befindet. Der Anfangstheil dieses Nervs ist mit dem nachfolgenden Ast mittels einer feinen Anastomose verbunden, welche eine schräge Richtung hat, in Folge dessen sich an dieser Stelle eine dreieckig hingezogene Schlinge bildet, welche ebenfalls schräg gerichtet ist. Der vordere Ast des N. temporalis verläuft schräg nach oben und nach vorn und erreicht, dichotomisch sich theilend, den M. frontalis und den Oberlidtheil des M. orbicularis oculi; außerdem entsendet er in seinem Verlauf Ästchen zum lateralen Theil des M. orbicularis oculi und zum Anfangstheil des M. zygomaticus. Eins dieser letzteren Ästchen anastomosirt mit dem N. subcutaneus malae.

Von dem unteren, nach unten gewölbten Arm der oben erwähnten Nervenschlinge des N. supramaxillaris entspringt der N. intermedius (superior), welcher sich zum Mundwinkel biegt und in seinem Verlauf Ästchen zum M. buccinator entsendet. Eine Anastomose mit dem N. buccinatorius (des N. trigeminus) war nicht aufzufinden.

Der Stamm des N. supramaxillaris selbst biegt sich in langausgestrecktem Gange zur Oberkieferregion und zerfällt unter dem M. zygomaticus in die beiden gewöhnlichen Äste, von denen der obere über dem M. levator labii sup. proprius zum M. orbicularis oculi, zum M. levator communis und zu dessen Abkömmling, den M. procerus nasi<sup>1</sup>, und der untere unter dem M. levator proprius zu

<sup>1</sup> Die Innervation des M. procerus nasi mittels eines Astes, der aus einem Nerv entspringt, welcher für den M. levator communis bestimmt ist, kann

letzterem, zum Oberlippentheil des *M. orbicularis oris* und zum *M. nasalis* verläuft. Zwischen dem unteren Aste des *N. supramaxillaris* und dem *N. infraorbitalis* sind die Anastomosen gut ausgebildet.

Außerdem entsendet der *N. supramaxillaris* von sich aus nach oben und nach vorn ein feines Ästchen (*z*) zum *M. zygomaticus* und nach unten und nach vorn einen ziemlich langen Ast (*c*) zum *M. caninus*. Es ist bemerkenswerth, dass von diesem letzteren Ast ein sehr feines Ästchen (*z*) ausgeht, welches emporsteigt, in seinem Verlauf den Stamm des *N. supramaxillaris* selbst durchkreuzt und im *M. zygomaticus* endigt. Die morphologische Bedeutung dieses Ästchens ist im hohen Grade räthselhaft, denn es ist uns bekannt, dass der *M. zygomaticus* in genetischer Hinsicht zur oberflächlichen Gesichtsmuskelschicht und der *M. caninus* zur tiefen Muskelschicht gehört. Hier wird also durch den Nerv eine Verbindung zwischen zwei, so zu sagen ganz heterogenen Muskeln hergestellt.

Der *N. inframaxillaris* theilt sich in die zwei gewöhnlichen Äste, den *N. subcutaneus colli superior* und den *N. marginalis*.

Der *N. subcutaneus colli superior* biegt sich bogenförmig zum *Platysma*; eine Anastomose zwischen ihm und dem *N. subcutaneus colli medius* konnte ich nicht konstatiren.

Der *N. marginalis* zerfällt in drei Äste, von denen die beiden unteren zum *M. triangularis* und zu den *Mm. quadratus et levator menti* verlaufen und der obere sich zum Unterlippentheil des *M. orbicularis oris* biegt. Außerdem entspringt aus dem *N. marginalis* der *N. intermedius (inferior)*, welcher zum Mundwinkel, zum *M. orbicularis oris* und, wie es scheint, auch zum *M. triangularis* verläuft. Eine Anastomose zwischen den Ästen des *N. marginalis* und dem *N. mentalis* war nicht zu konstatiren.

Der *N. auricularis posterior* theilt sich kurz nach seinem Hervortreten in zwei Äste, den vorderen und den hinteren. Der vordere Ast biegt sich zum *M. auricularis auriculae proprius* und der hintere zerfällt seinerseits in zwei Nerven, von denen der vordere für den *M. auricularis posterior* und der hintere für den *M. auriculo-occipitalis* bestimmt ist.

---

ebenfalls als Bestätigung der Idee (RUGE) dienen, dass derselbe aus letzterem Muskel und durchaus nicht aus dem *M. frontalis* hervorgeht, wie dieses HENLE (12, pag. 136) und andere Anatomen annehmen.

## II. (Fig. 10.)

Bei einem neugeborenen Knaben kann man ebenfalls mit vollem Rechte von der Thatsache der Theilung des Facialisstammes in die beiden Hauptäste, den N. supramaxillaris und den N. inframaxillaris sprechen; aber bei ihm verbinden sich diese beiden Äste mit einander durch eine bedeutende Anastomose, welche sich nach vorn und leicht nach oben erstreckt. Und da diese Anastomose ihrerseits mit dem N. supramaxillaris mittels eines nach hinten verlaufenden Anastomosenfadens verbunden ist, so bilden sich hier in Folge dessen zwei in die Länge gezogene Nervenschlingen drei- und viereckiger Form, von denen die hintere bedeutend größer ist als die vordere; beide Schlingen liegen in der Parotis.

Aus dem oberen Arm der vorderen Schlinge entspringt mit einer starken Wurzel der N. temporalis, welcher nach kurzem Verlauf sich in zwei Äste theilt, den hinteren und den vorderen, die mit einander durch eine schräg verlaufende Anastomose verbunden sind.

Der hintere Ast des N. temporalis steigt ganz vertikal zum M. auricularis superior und M. auricularis anterior, welche noch mit einander vereinigt sind, und zum M. helcis major empor. Was die anderen kleinen Muskeln der Ohrmuschel (Mm. tragicus, antitragicus, helcis minor) anbetrifft, so werden sie durch einen besonderen Nerv innervirt, der aus dem Facialisstamme selbst während seines Verlaufs unter der Ohrmuschel entspringt.

Der vordere Ast des N. temporalis ist mit dem N. supramaxillaris mittels einer Anastomose verbunden, welche in annähernd horizontaler Fläche gelegen ist. Er verläuft nach oben und nach vorn und zerfällt bald in zwei Nerven, den hinteren und den vorderen, welche in der Nähe des lateralen Augenwinkels durch eine senkrechte Anastomose mit einander in Verbindung stehen. Der hintere Nerv verzweigt sich im M. frontalis und im Oberlidtheil des M. orbicularis oculi und entsendet außerdem nach hinten zum M. auricularis anterior zwei feine Ästchen, von denen das untere mit dem N. subcutaneus malae anastomosirt, während der vordere Nerv sich im lateralen Theil des M. orbicularis oculi und im Anfangstheil des M. zygomaticus verzweigt.

Der Stamm des N. supramaxillaris selbst theilt sich in die beiden gewöhnlichen Äste, den oberen für die oberflächliche Schicht, und den unteren für die tiefe Schicht der Muskeln, welche zwischen Lid- und Lippenspalte liegen. Die Anastomosen zwischen dem unteren



Aste des N. supramaxillaris und dem N. infraorbitalis sind deutlich ausgedrückt.

Der N. inframaxillaris zerfällt in drei Äste: den N. subcutaneus colli superior, den N. marginalis und den N. intermedius. Der N. subcutaneus colli superior biegt sich bogenförmig zum Platysma, welches außerdem noch ein feines Ästchen vom Facialisstamme selbst empfängt. Die Anastomose mit dem N. subcutaneus colli medius ist gut entwickelt. Der N. marginalis begiebt sich zu den Muskeln der Unterlippe und der N. intermedius zum M. buccinator und zum Winkeltheil des M. orbicularis oris. Eine Anastomose zwischen dem N. marginalis und dem N. mentalis konnte ich nicht konstatiren.

### III. (Fig. 11.)

Bei einem anderen neugeborenen Knaben kann man ebenfalls von einem Zerfallen des Facialisstammes in zwei Hauptäste, den N. supramaxillaris und den N. inframaxillaris sprechen, welche mit einander durch eine bedeutende Anastomose verbunden sind; zufolge des letzteren Umstandes bildet sich eine große dreieckige Schlinge, durch welche die A. temporalis superficialis und die V. facialis posterior hindurchgehen. Diese Schlinge liegt in der Parotissubstanz.

Aus dem N. supramaxillaris entspringen der Reihe nach vier Äste des N. temporalis, von denen die zwei vorderen durch eine fast horizontal verlaufende Anastomose mit einander verbunden sind; von dieser Anastomose verläuft ein Ast (*an*) zur Vereinigung mit dem N. auriculo-temporalis nach hinten. Der hintere Ast steigt vertikal zu den kleinen Muskeln der Ohrmuschel empor. Der darauf folgende zweite Ast erhebt sich ebenfalls senkrecht zum M. auricularis superior, wobei er ein feines Ästchen zum M. helcis major entsendet. Der dritte Ast steigt ebenfalls ganz vertikal zum M. auricularis anterior und zum M. frontalis empor. (Es ist zu bemerken, dass alle diese Muskeln von einander isolirt sind, daher werden sie durch einzelne, isolirt hervorgehende Äste innervirt.) Der vierte, vorderste Ast schließlich begiebt sich ein wenig schräg nach oben und nach vorn und zerfällt in zwei Nerven, den hinteren für den M. frontalis und den vorderen für den Oberlidtheil des M. orbicularis oculi; in seinem Verlaufe entsendet er ein sich dichotomisch verzweigendes Ästchen zum lateralen Theil des M. orbicularis oculi und zum Ursprung des M. zygomaticus.

Von den, für den Oberlidtheil des M. orbicularis oculi bestimmten

Ästchen konnte ich ein Ästchen, das oberste (s), bis zum M. corrugator supercilii verfolgen. Es muss hier bemerkt werden, dass dieser Muskel an dem vorliegenden Objekt von dem Oberlidtheil des M. orbicularis oculi gut zu trennen ist, was augenscheinlich eine Ausnahme bildet, da er bei den anderen Neugeborenen und namentlich bei den Embryonen gar keine Selbständigkeit besitzt und mit dem M. orbicularis oculi eng verbunden erscheint. In Einklang hiermit steht bei letzterem auch das Fehlen eines speciellen Nervenästchens, das sich von dem für den Oberlidtheil des M. orbicularis oculi bestimmten Nerv ablöst. Die Innervation des M. corrugator supercilii mittels eines Nervenästchens, welches aus dem Nerv hervorgeht, der für den Oberlidtheil des M. orbicularis oculi bestimmt ist, kann als eine Bestätigung der Idee von dem Hervorgehen des M. corrugator supercilii aus letzterem Muskel dienen. Dieses Nervenästchen entwickelt sich nur allmählich, meistens nach der Geburt, und entspricht dadurch vollständig unserer Vorstellung von der hohen emotionalen Bedeutung des M. corrugator supercilii, welcher, wie die elektro-physiologischen Untersuchungen DUCHENNE's (6, pag. 39—53) zeigen, zum Ausdruck solcher feinen Gemüthsbewegungen, wie Seelenleiden, Kummer, Sehnsucht, bestimmt ist. Kann aber bei Neugeborenen, oder gar bei Embryonen von Seelenleiden die Rede sein? Auf Grund dieser Betrachtungen<sup>1</sup> erlaube ich mir die Meinung auszusprechen, dass der M. corrugator supercilii einen ausschließlich menschlichen Muskel darstellt und bei Thieren und sogar bei Anthropoiden nicht vorkommt, obgleich OWEN (22, pag. 28) ihn beim Orang-Utan, MACALISTER (21, pag. 342) beim Schimpanse und RUGE beim Gorilla angetroffen hat. Letzterer Autor beschreibt ihn folgendermaßen

---

<sup>1</sup> Die gesammte Gesichtsmuskulatur entwickelt sich ja ontogenetisch während eines Zustandes, in welchem sie noch außer Funktion steht. Was für den Corrugator supercilii in Anspruch genommen wird, gilt daher auch für die anderen Muskeln. Dass er ein erst später (ontogenetisch wie phylogenetisch) auftretender Muskel ist, wird dadurch nicht bestritten. Sein durch Prof. RUGE erfolgter Nachweis beim Gorilla wird aber vom Herrn Verfasser durch die Betonung einer vom Menschen differirenden Innervation nicht widerlegt. Es handelt sich hier doch nur um Zweige eines und desselben Facialisastes. Wie sehr diese variiren können, hat der Herr Verfasser beim Neugeborenen in umfassender Weise dargethan und damit auch die Untersuchungen von FR. FROHSE (Die oberfl. Nerven des Kopfes. Berlin-Prag 1895) bestätigt. Hinsichtlich der Funktion des Corrugator möchte ich nur bemerken, dass ja auch bei anderen Muskeln des Gesichts manche Verschiedenheit aus dem anatomischen Verhalten zu erschließen ist. Anmerkung des Herausgebers.

(30, pag. 495): »Der Muskel entspringt in zwei Bündeln vom Processus frontalis des Maxillare, bedeckt vom Lig. palpebr. med. und in innigem Zusammenhange mit den hier inserirenden, von oben kommenden, oberflächlichen Orbicularisbündeln. Die tiefen Bündel liegen dem Thränensacke eng an, ohne eine Einwirkung auf diesen äußern zu können; sie steigen divergirend auf- und medianwärts und inseriren an der subcutanen Fascie der Glabella, an der sie dem Frontalis innig sich anlehnen. Die Ursprungsbündel dieser tiefen Schicht sind von dem am Skelette sich anheftenden M. frontalis durch die Sutura maxillo-frontalis geschieden. An der Glabella sind die Insertionstheile vom M. depressor supercilii theilweise bedeckt. Auf der Fig. 2 wurde nur der Ursprungs- und der Insertionstheil des Corrugator supercilii abgebildet, damit der von ihr bedeckte sich anheftende Frontalis erkennbar wurde. In der Wirkung unterstützt hier der Corrugator den M. depressor supercilii, welche gemeinsam die Haut der Augenbraue herabzuziehen vermochten.« Ferner sagt RUGE (p. 527), dass dieser Muskel (M. corrugator supercilii) einen Nervenast empfängt, der von dem Nerv, welcher zum M. frontalis bestimmt ist, entspringt.

Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass der genannte Muskel bei dem Gorilla kein solches charakteristisches Kennzeichen besitzt, wie der M. corrugator supercilii beim Menschen. Und in der That gehören zu den charakteristischen Kennzeichen des M. corrugator supercilii beim Menschen: sein Anfang auf dem inneren Theil des Arcus superciliaris, sein bogenförmiger Verlauf nach oben und nach außen, und seine Befestigung an der Augenbrauenhaut; außer den bogenförmigen Muskelbündeln, welche nach außen verlaufen, begegnete ich häufig auch senkrechten Muskelbündeln, welche unzweifelhaft diesem Muskel angehören (24, pag. 137). Nur durch das Vorhandensein von vertikal verlaufenden Muskelbündeln lässt sich die schräge Lage der Augenbrauen bei der Kontraktion dieses Muskels erklären. Gerade durch die Zusammenziehung des M. corrugator supercilii beim Menschen, sei sie nun eine freiwillige oder künstliche, durch elektrische Erregung des zu diesem Muskel hinleitenden Nerven hervorgerufene, kann man folgende Erscheinungen beobachten: 1) das innere Ende der Augenbraue steigt nach oben; 2) die Augenbraue erhält eine schräge Richtung, indem sie zwei Krümmungen beschreibt, die innere, mit einer Ausbuchtung nach oben und die äußere, mit einer Ausbuchtung nach unten; 3) in der Mitte der Stirn bilden sich einige Hautfalten mit einer leichten Ausbuchtung nach oben (DUCHENNE).



Beim Vergleichen dieser anatomischen und physiologischen Kennzeichen, welche den *M. corrugator supercilii* des Menschen charakterisiren, mit denen beim Gorilla, kann man sich leicht davon überzeugen, dass fast auf jedem Schritt ein wesentlicher Unterschied existirt. So wollen wir unter Nichtberücksichtigung der thatsächlichen Zustände hinsichtlich des Anfangs, des Verlaufs und der Befestigung dieses Muskels beim Gorilla, nur bei zwei Punkten stehen bleiben: 1) bei dem Gorilla senkt dieser Muskel bei seiner Kontraktion die Augenbrauenhaut nach unten, ganz entgegengesetzt, wie es bei seiner Kontraktion beim Menschen der Fall ist; 2) beim Gorilla wird er durch den Nerv innervirt, der für den *M. frontalis* bestimmt ist, während er beim Menschen seine Innervation durch einen Nervenast erlangt, der für den Oberlidtheil des *M. orbicularis oculi* bestimmt ist. Auf Grund dieser Thatsachen erlaube ich mir die Meinung auszusprechen, dass der von RUGE beschriebene Muskel bei dem Gorilla nicht den *M. corrugator supercilii* darstellt.

Kehren wir zu den Ästen der Schläfenregion zurück, welche einige Eigenthümlichkeiten aufweisen. Die Vergleichung der Anordnung dieser Äste bei dem vorliegenden Neugeborenen mit denen anderer Neugeborenen zeigt in einigen Beziehungen einen wesentlichen Unterschied. Während diese Äste bei dem vorliegenden Objekte einen vertikalen Verlauf nehmen und von den Ästen der Orbitalregion mehr oder weniger weit entfernt sind, befinden sie sich bei den anderen Neugeborenen, wie auch bei den Embryonen, in der Nähe der letzteren Äste und nehmen einen schrägen Verlauf. Diesen Unterschied muss man der verschiedenen Entwicklung des Schädels, namentlich der Stirn- und Scheitelregion zuschreiben. Bei dem beschriebenen Neugeborenen war die Stirn- und Scheitelregion verhältnismäßig stärker als bei den anderen Neugeborenen, und um so mehr noch als bei den Embryonen entwickelt. Nach Maßgabe der weiteren Entwicklung der Stirn- und Scheitelregion, welche von dem größeren Umfange des Vorderhirns abhängt, nach Maßgabe der Erhöhung und Verlängerung der Stirn- und Scheitelregion in sagittaler Richtung müssen sich die Nervenäste der Schläfenregion natürlich nach oben ausdehnen, um ihre peripherische Endigung zu erreichen und als Resultat muss sich ein mehr vertikaler Verlauf derselben ergeben. In Folge der sagittalen Verlängerung der Stirn- und Scheitelregion muss sich auch selbstverständlicher Weise die Entfernung zwischen den Augenhöhlen und den Ohren vergrößern und in Folge dessen wird sich ebenfalls allmählich ein weiterer Abstand



der Äste der Schläfenregion von denjenigen der Orbitalregion ergeben. Auch beim erwachsenen Menschen trifft man in dieser Beziehung erhebliche individuelle Schwankungen an: bald nehmen die Nervenäste des *Facialis* der Schläfenregion einen ganz vertikalen Verlauf, bald einen schrägen nach vorn und nach oben, und in letzterem Falle nähern sie sich mehr den Ästen der Orbitalregion als in ersterem. Ob nun dieser Unterschied im Verlauf der Nervenäste der Schläfenregion im Zusammenhange steht mit dem verschiedenen Baue des Schädels, das können erst fernere Untersuchungen erweisen, dergleichen, wie uns vielleicht erst zukünftige Untersuchungen des Gesichtsnervensystems bei Menschen-Rassen, welche in anthropologischer Hinsicht niedrig stehen und sich überhaupt durch eine niedrige Stirn auszeichnen, viele primitive Eigenthümlichkeiten nachweisen werden. Dieses ist eine Aufgabe der Zukunft.

Der Stamm des *N. supramaxillaris* selbst zerfällt, wie gewöhnlich, in zwei Äste, den oberen und den unteren. Der obere Ast verläuft unter dem *Mm. zygomaticus major et minor* und über dem *M. levator labii superioris proprius* zu dem Unterlidtheil des *M. orbicularis oculi*, zum *M. levator communis* und zum *M. procerus nasi*. Indem er unter dem *M. zygomaticus major* seinen Fortgang nimmt, giebt er zwei, drei Ästchen ab, welche nicht allein den *M. zygomaticus major*, sondern auch den *M. zygomaticus minor* erreichen. Die gemeinsame Innervation dieser beiden Muskeln mittels ein und desselben Nervenästchens spricht zu Gunsten des Hervorgehens des *M. zygomaticus minor* aus dem *M. zygomaticus major*. Außerdem theilt sich vom oberen Aste des *N. supramaxillaris* ein feiner Nerv ab, welcher horizontal nach innen verläuft und am lateralen Rande des *M. caninus* mit einem gleichartigen Nerv anastomosirt, der aus dem unteren Ast des *N. supramaxillaris* entspringt. Zufolge dieser Anastomose erfolgt die Bildung einer Nervenschlinge von rhomboidaler Form, welche unter den *Mm. zygomaticus major et minor* gelegen ist. Aus dem vorderen Winkel dieser Schlinge gehen einige Ästchen (*c*) hervor, welche für den *M. caninus* bestimmt sind.

Was den unteren Ast des *N. supramaxillaris* betrifft, so verläuft er nach vorn und nach innen unter den *Mm. zygomaticus major, minor, levator proprius* und über dem *M. caninus*; auf letzterem Muskel zerfällt er in vier Ästchen, von denen das obere an der Bildung der soeben angeführten Nervenschlinge Antheil nimmt, während das untere mit einem der Ästchen in Verbindung steht, welche aus der Theilung des *N. intermedius* hervorgehen; diese vier Ästchen

endigen in der Region der *Mm. nasalis* und *orbicularis oris*. Außerdem entsendet der untere Ast des *N. supramaxillaris* zwei feine Ästchen zum *M. buccinator* (*b*, *b*).

Der *N. intermedius* entspringt aus dem vorderen nach vorn gewölbten Arm der Nervenschlinge, welche sich in der *Parotis* befindet und vom *Platysma* und anderen oberflächlichen Muskeln bedeckt ist. Er verläuft zur Oberlippenregion, wo er in einige Ästchen zerfällt und endigt im *M. orbicularis oris*. In seinem Verlauf entsendet er Ästchen zum *M. buccinator* (*b*, *b*, *b*) und zum Mundwinkel.

Der *N. inframaxillaris* theilt sich, wie gewöhnlich, in die *N. subcutaneus colli superior* und *N. marginalis*, deren Verzweigungen keine Besonderheiten aufweisen. Der *N. subcutaneus colli superior* anastomosirt mit dem *N. subcutaneus colli medius*.

Der *N. auricularis posterior* besteht aus zwei Nerven, dem vorderen und dem hinteren, welche durch eine Anastomose (*p*) mit einander verbunden sind. Der vordere Nerv verläuft zum *M. auricularis auriculae proprius*. Der hintere Nerv entsendet ein Ästchen ebenfalls zu letzterem Muskel und zerfällt in zwei Äste, von denen der vordere im *M. auricularis posterior* und der hintere im *M. occipitalis* endigt.

Aus dem Dargelegten geht hervor, dass das vorliegende Objekt dadurch von Interesse ist, dass an ihm die Nervenordnung in der Schläfen-, Oberkiefer- und Nackenregion sich in einem progressiven Zustande befindet; dagegen bewahrt sie in der Unterkieferregion ihren primitiven Charakter. In Übereinstimmung damit lässt sich leicht das Vorhandensein von Anastomosen zwischen den Ästen des *Facialis* und des *N. trigeminus* in den oben erwähnten Regionen konstatiren. So existirt in der Schläfenregion außer der oben angeführten Anastomose noch eine solche zwischen dem zweiten Aste des *N. temporalis* und dem *N. auriculo-temporalis*. In der Stirnregion anastomosirt der vordere Ast des *N. temporalis* mit dem *N. frontalis*. In der Oberkieferregion bestehen zahlreiche Anastomosen zwischen den Ästen des *N. supramaxillaris* und des *N. infraorbitalis*, wie auch zwischen dem *N. intermedius* und dem *N. buccinatorius*. Und schließlich in der Nackenregion konnte ich Anastomosen zwischen dem *N. auricularis posterior* und dem *N. auricularis magnus* konstatiren. Dagegen existiren keine Anastomosen in der Unterkieferregion zwischen dem *N. marginalis* und dem *N. mentalis*.

## IV.

Bei dem zweiten neugeborenen Mädchen (Fig. 12) kann man nur in einem gewissen Sinne von einer Theilung des Facialisstammes in den N. supramaxillaris und N. inframaxillaris sprechen, weil der N. inframaxillaris in zwei Wurzeln von gleicher Stärke aus dem Facialis hervorgeht, wobei beide mit einander durch Anastomosen verbunden sind, eine obere bogenförmige und eine untere horizontale; in Folge dessen werden an dieser Stelle drei Nervenschlingen gebildet, von denen nur die obere in der Parotissubstanz liegt, die beiden unteren aber sich unter der Drüse befinden; durch die obere Schlinge gehen die A. temporalis superficialis und die V. facialis posterior hindurch.

Drei Äste des N. temporalis entspringen isolirt aus dem Facialisstamme selbst und bieten in ihrem Verlaufe und ihrer Verzweigungsart nichts Besonderes dar. Der hintere Ast anastomosirt unter spitzem Winkel mit dem N. auriculo-temporalis und der vordere unter rechtem Winkel mit dem N. frontalis.

Der nachfolgende Nerv entspringt aus dem N. facialis mit zwei Wurzeln, von deren Vereinigungspunkt aus ein feiner Nervenstrang seinen Anfang nimmt, welcher unter dem N. supramaxillaris nach unten und leicht nach vorn verläuft und sich in den N. intermedius einsenkt. Dieser Nerv biegt sich zum äußeren Augenwinkel, zerfällt in dessen Nähe in vier Ästchen und endigt im lateralen Theil des M. orbicularis oculi und im Ursprungstheil des M. zygomaticus major. Es ist augenscheinlich, dass dieser Nerv bereits den typischen N. zygomaticus s. N. malaris des erwachsenen Menschen darstellt. Bis jetzt haben wir ihn nur in primitiver Form als feines Ästchen, das sich bald von dem vorderen Aste des N. temporalis, bald vom Supramaxillarisstamme, bald von beiden gemeinschaftlich abtheilt, angetroffen. Hier aber erscheint er zuerst in voller Selbständigkeit als Nerv, der mit dem N. temporalis nicht mehr in Verbindung steht, sich dagegen aufs Neue mit einem Nerv vereinigt, welcher für das System der tiefen Gesichtsmuskeln bestimmt ist. Eines seiner Ästchen anastomosirt unter rechtem Winkel mit dem N. subcutaneus malae.

Bei dem N. supramaxillaris kann man auch hier leicht zwei Äste unterscheiden, den oberen oberflächlichen und den unteren tiefen, welche durch eine schräg nach oben und nach vorn gerichtete Anastomose mit einander verbunden sind. Der oberflächliche Ast ist für

den Unterlidtheil des M. orbicularis oculi, für den M. levator communis und den M. procerus nasi, der tiefe für den M. orbicularis oris und für den M. nasalis bestimmt; zu letzterem Muskel verläuft außerdem ein feines Ästchen (*n*) aus der Anastomose zwischen dem oberen und unteren Aste des N. supramaxillaris. Der N. supramaxillaris entsendet während seines Verlaufes unter dem M. zygomaticus major zwei Ästchen (*z, z*) für den M. zygomaticus minor nach oben und ebenfalls zwei Ästchen (*c, c*) für den M. caninus nach unten. Außerdem entspringt aus dem N. supramaxillaris der N. intermedius, welcher zwei, drei Ästchen (*b, b, b*) zum M. buccinator entsendet und sich selbst in zwei Äste theilt, die fast rechtwinklig aus einander gehen und von denen der obere im M. caninus und der untere im oberen Theil des M. tringularis endigt. Die gemeinsame Innervation dieser beiden Muskeln im gegebenen Falle durch einen und denselben Nerv spricht ebenfalls zu Gunsten ihrer genetischen Verwandtschaft mit einander. Der untere Theil des M. tringularis wird auch hier wie immer von Ästen aus dem N. marginalis innervirt. Die Anastomosen zwischen den Ästen des N. supramaxillaris und des N. infraorbitalis, wie auch zwischen dem N. intermedius und dem N. buccinatorius sind deutlich ausgedrückt.

Der N. inframaxillaris theilt sich wie gewöhnlich in den N. subcutaneus colli superior für das Platysma und den N. marginalis für die Muskeln der Unterlippe; ersterer anastomosirt mit dem N. subcutaneus colli medius und letzterer mit dem N. mentalis.

Der N. auricularis posterior bietet keine Besonderheit dar.

## V.

Bei dem dritten neugeborenen Mädchen (Fig. 13) kann schon entschieden weder von einer Theilung des Facialisstammes in die beiden Hauptäste, den N. supramaxillaris und den N. inframaxillaris, noch von einem Übergewicht des einen Astes über den anderen die Rede sein. Der allgemeine Charakter der Anordnung der Äste an diesem Objekte ist der eines schlingenförmigen, wie es sogleich aus der Darlegung des thatsächlichen Befundes erhellen wird.

Der N. inframaxillaris entspringt aus dem Facialisstamme mit zwei Wurzeln von gleichmäßigem Kaliber, welche sich bald mit einander vereinigen. Ferner ist bemerkenswerth, dass sich vom Stamme des N. inframaxillaris eine bedeutende Anastomose nach oben und



leicht nach hinten erhebt, welche in die untere Wurzel des N. intermedius (superior) sich einsenkt.

Der N. intermedius (superior) nimmt seinen Anfang vom Facialisstamme mit zwei Wurzeln von fast gleichmäßiger Dicke; außerdem steht dieser Nerv durch eine bedeutende Anastomose mit einem der Äste (dem unteren), in welche der N. supramaxillaris zerfällt, in Verbindung.

Ferner kann man sagen, dass auch der N. temporalis (eigentlich sein vorderer Ast) aus dem Facialisstamme ebenfalls mit zwei Wurzeln entspringt, der hinteren langen, fast horizontal verlaufenden und der vorderen kurzen, schrägen. Aus der hinteren Wurzel nimmt der hintere feine Ast seinen Ursprung und biegt sich bogenförmig nach hinten zu den kleinen Muskeln der Ohrmuschel, während der mittlere bedeutende Ast des N. temporalis sich senkrecht zum M. auricularis anterior und zum M. auricularis superior erhebt, welche mit einander vereinigt sind. Der N. temporalis selbst (oder sein vorderer Ast) steigt schräg empor und zerfällt in zwei Nerven, von denen der hintere für den M. frontalis und der vordere für den Oberlidtheil des M. orbicularis oculi und für den M. corrugator supercilii bestimmt ist.

Der N. supramaxillaris zerfällt nach kurzem Verlauf in drei Äste, den oberen, mittleren und unteren. Der obere Ast setzt sich mit dem mittleren durch eine schräg verlaufende Anastomose in Verbindung, entsendet ferner Ästchen zu dem lateralen Theil des M. orbicularis oculi und zu den Mm. zygomaticus major und minor, verläuft in einem leichten Bogen zum inneren Augenwinkel und erreicht sein Endgebiet in dem Unterlidtheil des M. orbicularis oculi, im M. levator communis und im M. procerus nasi. Der mittlere Ast theilt sich in zwei Nerven, von denen der obere zum M. levator proprius und zum M. nasalis und der untere zum M. orbicularis oris verläuft. Der untere Ast steht mit letzterem Nerv mittels zweier fast horizontal belegenen Anastomosen in Verbindung; er verläuft bogenförmig mit einer unteren Wölbung zum M. orbicularis oris.

Der N. intermedius superior, von dessen Ursprung oben die Rede war, biegt sich zum Mundwinkel, entsendet unterwegs vier Ästchen zum M. buccinator und endigt im M. caninus.

Der N. inframaxillaris, dessen Ursprung ebenfalls bereits erwähnt wurde, verläuft parallel dem Rande des Unterkiefers und zerfällt in zwei Nerven: den N. marginalis, der sich zu den Muskeln der Unterlippe biegt, und den N. intermedius infe-

rior, welcher sich bogenförmig mit einer oberen Krümmung zum Mundwinkel, zum M. orbicularis oris und zum M. triangularis erhebt.

Der N. inframaxillaris entsendet während seines Verlaufes zwei feine Ästchen zum Platysma, welches außerdem noch einen Ast vom Facialisstamme selbst während dessen Verlaufs unter der Ohrmuschel empfängt. Eine Anastomose mit dem N. subcutaneus colli medius ist nicht vorhanden, vielleicht aus dem Grunde, weil im gegebenen Falle der typische N. subcutaneus colli superior nicht existirt.

Der N. auricularis posterior bietet keine Besonderheit dar.

Die Anastomosen zwischen den Ästen des N. facialis und des N. trigeminus sind in der Schläfen-, Stirn-, Ober- und Unterkieferregion vollkommen entwickelt.

In Folge der hervorgehobenen Besonderheit des Hervortretens der Hauptäste des Facialis aus zwei Bündeln entsteht eine neue Eigenthümlichkeit — die Bildung vieler Schlingen (S) von dreieckiger und unregelmäßig viereckiger Form, bald größeren, bald geringeren Umfangs. Solche Schlingen existiren: zwischen dem N. inframaxillaris und dem Facialisstamme zwei Schlingen — eine dreieckige und eine viereckige; zwischen dem N. intermedius superior und dem Facialis ebenfalls zwei Schlingen — eine dreieckige und eine ovale; zwischen dem N. temporalis und dem Facialis eine dreieckige; zwischen den Ästen des N. supramaxillaris drei Schlingen — eine dreieckige und zwei viereckige. Daher kann man im gegebenen Falle überhaupt von einer schlingenförmigen Anordnung der Äste des Facialis sprechen — einer progressiveren Differenzirung als der einfach dichotomischen Anordnung, wie wir sie stets bei den Embryonen antreffen.

## VI. (Fig. 14.)

Mit demselben Rechte kann man auch bei dem vierten neugeborenen Mädchen (Fig. 14) von einer schlingenförmigen Anordnung der Facialisäste sprechen. Und in der That finden wir bei ihm folgende Nervenschlingen:

1) Der N. facialis zerfällt bald nach seinem Austritt aus dem Schädel in zwei Äste, den oberen und den unteren, schwächeren, durch deren Vereinigung eine große, in die Länge gezogene Schlinge von halbmondförmiger Gestalt entsteht; diese Schlinge findet sich unterhalb der Ohrmuschel. Aus ihrer unteren Peripherie gehen zwei Äste für das Platysma hervor, und aus der vorderen Peripherie entspringt der N. inframaxillaris.

2) Ferner befindet sich im Verlaufe des Facialisstammes eine zweite Schlinge von ovaler Form, welche in der Parotissubstanz gelegen ist. Aus dem nach oben konvexen Schenkel dieser Schlinge entspringen die vier Äste des N. temporalis.

3) Unter dieser Schlinge befindet sich eine dritte Schlinge von dreieckiger Form, welche ebenfalls in der Parotis liegt; sie wird durch zwei Schenkel gebildet, mit denen der N. intermedius superior seinen Anfang aus dem Facialis nimmt.

4) In Folge einer zwischen dem dritten und dem vierten Aste des N. temporalis schräg sich hinziehenden Anastomose bildet sich im unteren Theil der Schläfenregion eine Schlinge von unregelmäßig viereckiger Form.

5) Zuzufolge des Vorhandenseins einer Anastomose zwischen dem N. zygomaticus und dem Stamme des N. supramaxillaris bildet sich in der Nähe des lateralen Randes des M. zygomaticus major eine neue, ebenfalls viereckige Schlinge.

6) Und schließlich durch die Vereinigung des unteren tiefen Astes des N. supramaxillaris mit dem oberen Aste des N. intermedius superior entsteht eine große langgestreckte Schlinge von unregelmäßig fünfeckiger Form.

Aber kehren wir zur Darlegung des thatsächlichen Zustandes zurück. Er bietet in einigen Beziehungen hervorragende Besonderheiten dar.

Oben ist bereits erwähnt, dass vier Äste des N. temporalis aus dem nach oben gewölbten Arm der zweiten Nervenschlinge hervorgehen. Der hintere schwächste Ast steigt vertikal zu den kleinen Muskeln der Ohrmuschel empor, mit Ausnahme des M. helicis major. Der zweite Ast erhebt sich bogenförmig mit einer nach vorn gestreckten Wölbung zum M. auricularis superior, indem er unterwegs ein Ästchen zum M. helicis major entsendet; er anastomosirt mit dem N. auriculo-temporalis. Der dritte Ast vereinigt sich durch eine Anastomose mit dem nachfolgenden und biegt sich vertikal zum M. auricularis anterior. Schließlich erhebt sich der vierte, bedeutendste Ast ein wenig schräg zum M. frontalis, zum Oberlidtheil des M. orbicularis oculi und zum M. corrugator supercilii. Eine Anastomose desselben unter rechtem Winkel mit dem N. frontalis ist deutlich ausgedrückt. Auch im vorliegenden Falle steht das isolirte Hervorgehen jedes der vier Nervenäste in der Schläfenregion in vollem Einklang mit der stattgefundenen Theilung der ursprünglich einheitlichen Muskelschicht in einzelne Theile: den M. auricularis superior, M. auricularis anterior und M. frontalis.

Der N. supramaxillaris entsendet bei seinem Hervortreten aus der Parotissubstanz in der Richtung nach dem lateralen Augenwinkel den N. zygomaticus, welcher sich alsbald in einen oberen und einen unteren Ast theilt. Der obere Ast erhebt sich, seine ursprüngliche Richtung beibehaltend, bis zum lateralen Augenwinkel, zerfällt in einige (vier) Ästchen und endigt im lateralen Theile des M. orbicularis oculi und im M. zygomaticus major; diese Ästchen dringen, wie gewöhnlich, von der tiefen Seite der Muskeln in dieselben ein. Das hintere Ästchen anastomosirt unter spitzem Winkel mit dem N. subcutaneus malae. Der untere Ast, welcher mit dem Stamme des N. supramaxillaris selbst durch eine Anastomose in Verbindung steht, wendet sich nach vorn, verläuft unter dem M. zygomaticus major und erreicht, nachdem er in zwei Ästchen zerfallen, den M. zygomaticus minor, indem er sich ebenfalls von dessen tiefer Seite aus in denselben einsenkt.

Darauf theilt sich der N. supramaxillaris selbst nach kurzem Verlaufe unter dem M. zygomaticus in seine zwei gewöhnlichen Äste, den oberen und den unteren. Der obere Ast biegt sich über dem M. levator labii superioris proprius und unter dem M. levator communis zum inneren Augenwinkel, entsendet unterwegs Ästchen zum Unterlidtheile des M. orbicularis oculi und endigt im M. levator communis und im M. procerus nasi. Der untere Ast vereinigt sich durch eine bedeutende Anastomose mit einem der Ästchen (dem oberen), in welche der N. intermedius superior zerfällt, verläuft darauf unter dem M. zygomaticus minor und M. levator proprius und zerfällt über dem M. caninus in zwei Nerven, von denen der obere im M. nasalis und der untere im Oberlippentheile des M. orbicularis oris endigt. Der M. caninus erhält seine Innervation durch Ästchen, welche aus der soeben erwähnten Anastomose hervorgehen. Die Anastomosen zwischen dem unteren Ast des N. supramaxillaris und dem N. infraorbitalis unter rechtem Winkel sind deutlich ausgeprägt.

Der N. intermedius superior entspringt, wie gesagt, aus dem N. facialis in zwei Bündeln von gleicher Dicke. Er biegt sich unter dem Ductus Stenonianus direkt nach vorn zur Oberlippenregion, entsendet unterwegs Ästchen zum M. buccinator und zerfällt selbst in drei Äste, welche in dem Oberlippentheile des M. orbicularis oris endigen. Von einer Anastomose des oberen Astes dieses Nerven mit dem unteren Ast des N. supramaxillaris war bereits oben die Rede, hier ist nur noch zu bemerken, dass auch seine Anastomosen mit dem N. infraorbitalis leicht zu konstatiren sind.



Der N. *inframaxillaris* zerfällt sogleich nach seinem Hervortreten aus der vorderen gekrümmten Peripherie der ersten Schlinge des N. *facialis* in zwei Nerven: den N. *subcutaneus colli superior* und den N. *marginalis*.

Der N. *subcutaneus colli superior* verläuft vertikal nach unten und senkt sich, nachdem er in einige Ästchen zerfallen, in das *Platysma*. Eins dieser Ästchen (das hintere) anastomosirt mit dem N. *subcutaneus colli medius*. Außerdem erhält das *Platysma* noch vom N. *facialis* zwei Äste ( $p, p$ ), welche aus der unteren Peripherie der ersten Nervenschlinge hervorgehen. Es ist zu bemerken, dass dieses Objekt darin eine Besonderheit aufweist, dass das überhaupt stark entwickelte *Platysma* sich mit seinen hinteren Muskelbündeln bis zum Nacken erstreckt, wo es den typischen M. *transversalis nuchae* bildet, der an der *Linea nuchae superior* befestigt ist und durch einzelne Fasern mit dem M. *auriculo-occipitalis* in Verbindung steht. Die beiden erwähnten Nervenäste erstrecken sich oben in bogenförmigem Gang nach hinten zum Nackentheil des *Platysma*. Ob sie bis an den M. *transversalis nuchae* heranreichen, oder ob dieser seine Innervation vom N. *auricularis posterior* oder irgend einem anderen Nerv erhält, darüber kann ich nichts Bestimmtes mittheilen.

Der N. *marginalis* verläuft parallel dem Rande des Unterkiefers unter dem *Platysma* und unter dem M. *triangularis* zu den Muskeln der Unterlippe — Mm. *orbicularis oris*, *triangularis*, *quadratus* und *levator menti*. Seine Anastomosen mit dem N. *mentalis* sind entwickelt. Von ihm sondern sich außerdem zwei Nerven, ein oberer und ein unterer ab. Der obere lange Nerv — der N. *intermedius inferior* — biegt sich zum Mundwinkel; unterwegs entsendet er Ästchen zum M. *buccinator*, zum Mundwinkeltheil des M. *orbicularis oris* und ein eigenartiges Ästchen ( $r$ ), welches sich in der Nähe des Mundwinkels gebogen nach hinten windet, um bis an den M. *risorius-triangularis* (Santorini) heranzureichen. Der andere, ziemlich schwache untere Nerv ( $tr$ ) verläuft direkt nach vorn zum oberen Theil des M. *triangularis* und auch zum M. *risorius*. Im gegebenen Falle kann das Princip der Innervation dieser beiden Muskeln als Bestätigung der Ansicht über die genetische Verwandtschaft derselben mit einander dienen. Auf welche Weise überhaupt der M. *platysma-risorius* und der M. *zygomatico-risorius* innervirt werden, kann ich aus Mangel an entsprechendem Material nicht sagen. Aber es lässt sich voraussetzen, dass der M. *platysma-risorius* seine Innervation vom N. *subcutaneus colli superior*, und der M. *zygomatico-*

risorius die seinige vom N. zygomaticus erhält. Diese, wie auch viele andere diesen Gegenstand betreffende Fragen müssen durch künftige Forschungen aufgeklärt werden.

Der N. auricularis posterior zerfällt alsbald nach seinem Hervorgehen aus der oberen Peripherie des Facialis in zwei Nerven: den vorderen für den M. auricularis auriculæ proprius und den hinteren für den M. auriculo-occipitalis. Eine Anastomose zwischen ihm und dem N. auricularis magnus hat sich nicht entwickelt.

---

Bei den letzten zwei Objekten, einem neugeborenen Knaben und einem neugeborenen Mädchen, ist außer der progressiven, schlingenförmigen Anordnungsart der Facialisäste der Umstand von besonderem Interesse, dass an beiden Seiten des Gesichts eine bedeutende Verschiedenheit der Anordnung der Facialisäste existirt, wie aus Folgendem hervorgeht.

## VII. Der Knabe.

Linke Seite (Fig. 15). In der Ausdehnung des Facialisstammes in der Parotissubstanz trifft man fünf Schlingen an — drei obere und zwei untere.

Von den oberen Schlingen hat die hinterste eine unregelmäßige, fast viereckige und die beiden vorderen eine rein quadratische Form. Der obere Winkel der hinteren Schlinge dient als Ausgangspunkt des hinteren Astes des N. temporalis. Aus der mittleren Schlinge entspringt der N. intermedius superior, welcher sich unter dem N. supramaxillaris zur Oberkieferregion begiebt. Aus dem vorderen oberen Winkel der vorderen Schlinge geht der N. supramaxillaris hervor, welcher den N. intermedius superior von vorn durchkreuzt.

Von den unteren Schlingen hat die hintere, große, eine spindelförmige Gestalt und die vordere, kleinere, eine rhomboidale. Der untere stumpfe Winkel der letzteren Schlinge dient als Ausgangspunkt des N. subcutaneus colli superior und der vordere spitze Winkel als Ausgangspunkt des N. marginalis. Von den anderen Schlingen wird später die Rede sein.

In der Schläfenregion existiren vier Äste des N. temporalis. Der hintere Ast geht aus der hinteren oberen Schlinge hervor, erhebt sich vertikal zu den kleinen Muskeln der Ohrmuschel und anastomosirt unter spitzem Winkel mit dem N. auriculo-temporalis.

Der darauf folgende mittlere Ast entspringt aus dem *N. intermedius superior* und steigt senkrecht zum *M. auricularis superior* empor, in dem er unter dem Stamme des *N. supramaxillaris* verläuft. Die beiden vorderen Äste gehen aus dem *N. supramaxillaris* in einer gemeinsamen kurzen Wurzel hervor, welche sich alsbald in zwei Äste theilt, den hinteren und den vorderen. Der hintere Ast, welcher durch eine Anastomose mit dem Stamme des *N. supramaxillaris* selbst in Verbindung steht, erhebt sich vertical zum *M. auricularis superior*. In Folge dieser Anastomose entsteht zwischen ihm und dem *N. supramaxillaris* eine dreieckige Schlinge. Außerdem bildet dieser Ast in seinem Verlauf noch eine kleine spindelförmige, in die Länge gezogene Schlinge, welche in Folge der Zerspaltung des Astes in zwei Faserbündel entsteht, die sich darauf wieder vereinigen. Der vordere Ast verläuft schräg nach oben und nach vorn, durchkreuzt unter rechtem Winkel die soeben erwähnte Anastomose von vorn und reicht bis zu dem *M. frontalis*, dem Oberlidtheil des *M. orbicularis oculi* und dem *M. corrugator supercilii* heran.

Der Stamm des *N. supramaxillaris* selbst verläuft nach vorn unter den *Mm. zygomaticus major* und *minor*, versorgt sie an ihrer tiefen Seite mit Nerven und zerfällt, wie gewöhnlich, in zwei Äste, den oberen und den unteren. Der obere Ast begiebt sich zu den *Mm. orbicularis oculi*, *levator communis* und *procerus nasi*, und der untere zu dem *M. nasalis*. Dieser letztere Ast ist durch eine in einen Winkel gekrümmte Anastomose mit dem Stamme des *N. supramaxillaris* selbst verbunden. Von dieser Anastomose verläuft ein feiner Faden (*an*) nach hinten, welcher sich in die Parotissubstanz versenkt. In Folge dessen wird eine Nervenschlinge von rhomboidaler Form gebildet, welche unter den *Mm. zygomaticus major* und *minor* gelegen ist. Von dem unteren stumpfen Winkel dieser Schlinge entspringt ein Ast (*c*), der zum *M. caninus* verläuft, und aus dem vorderen spitzen Winkel der Schlinge geht ein Ast (*a*) hervor, welcher sich zum *M. orbicularis oris* begiebt.

Der *N. intermedius superior*, von dessen Ursprung bereits die Rede war, verläuft gerade nach vorn unterhalb des *Ductus Stenonianus*, entsendet unterwegs Ästchen zum *M. buccinator* und endigt im oberen Lippentheil des *M. orbicularis oris*.

Der *N. marginalis*, welcher, wie schon erwähnt, aus dem vorderen spitzen Winkel der vorderen unteren Schlinge hervorgeht, zerfällt in zwei Äste, den unteren und den oberen. Der untere Ast theilt sich sogleich nach seinem Hervortreten in zwei, welche sich

unter dem Platysma und dem M. triangularis oris nach vorn zu den Muskeln der Unterlippe — Mm. quadratus menti, levator menti und orbicularis oris begeben. Der obere Ast (N. intermedius inferior) verläuft zum Mundwinkel und entsendet Äste zu den Mm. buccinator, triangularis, risorius und orbicularis oris; der Ast, welcher für den Unterlippentheil des letzteren Muskels bestimmt ist, anastomosirt auf dem Kinn mit einem der Endästchen des N. marginalis. Der Stamm des N. intermedius inferior selbst anastomosirt außerdem mittels eines feinen Nervenfadens, welcher nach unten und nach vorn verläuft, mit dem oberen Ast des N. marginalis.

Aus dem Anfangstheil des N. marginalis entspringt ein eigenartiger Nerv, welcher nach kurzem Verlauf (1 cm) nach vorn bei dem vorderen Rande des M. masseter in zwei Äste zerfällt, die nach entgegengesetzten Seiten aus einander gehen; der obere Ast tritt bogenförmig nach oben und hinten, um sich in den N. intermedius superior zu senken, und der untere Ast verläuft ähnlich nach unten unter dem Stamm des N. intermedius inferior und verbindet sich mit dem oberen Ast des N. marginalis.

Der N. subcutaneus colli superior entspringt aus dem unteren stumpfen Winkel der vorderen unteren Schlinge und zerfällt in einige Äste, welche zum Platysma verlaufen. Zu letzterem biegt sich noch ein Ast, der aus dem Vereinigungspunkt zweier unteren Schlingen des Facialis hervorgeht. Die Anastomose mit dem N. subcutaneus colli medius ist entwickelt.

Der N. auricularis posterior entspringt aus dem Facialis in zwei Ästen: dem vorderen, schwachen und dem hinteren, starken. Der vordere Ast biegt sich zum M. auricularis auriculae proprius und der hintere zu den Mm. auricularis posterior und occipitalis.

Rechte Seite (Fig. 16). Der Facialis bildet kurz nach seinem Hervortreten aus dem Schädel eine Schlinge von spindelartiger Form, deren oberer Schenkel dünn und der untere dick ist. Da der obere Arm mit dem unteren mittels eines feinen, nach unten und vorn gerichteten Nervenfadens verbunden ist, bilden sich hier zwei Schlingen, eine hintere, große, von spindelartiger Form, und eine vordere, kleinere, von unregelmäßig dreieckiger Form. Durch die hintere Schlinge geht der vordere Ast des N. auricularis magnus, welcher sich zur hinteren Oberfläche der Ohrmuschel biegt, hindurch. Kurz vor diesen Schlingen theilt sich der Facialisstamm in zwei Äste — den N. supramaxillaris und den N. inframaxillaris. In der letzteren Beziehung kommt hier wieder etwas Primitives zum Vorschein.



Da aus dem N. inframaxillaris der N. intermedius inferior hervorgeht, welcher mit dem N. supramaxillaris mittels einer unter einem Winkel gebogenen Anastomose verbunden ist, so bildet sich hier eine zwischen dem N. supramaxillaris und dem N. inframaxillaris gelegene Nervenschlinge von fünfeckiger Form. Der vordere Winkel dieser Schlinge dient als Ausgangspunkt des N. intermedius superior und eines feinen Anastomosenfadens, welcher sich zur Vereinigung mit dem N. auriculo-temporalis nach oben und nach hinten biegt. Da ferner zwischen dem N. intermedius superior und dem N. intermedius inferior wiederum eine ebenfalls unter einem Winkel gebogene Anastomose sich findet, so bildet sich hier eine zweite Schlinge, gleichfalls fünfeckiger Form, welche vor der vorhergehenden Platz nimmt. Aus dem vorderen Winkel dieser Schlinge geht ein feiner Nervenfasern hervor, dessen Charakter und Endigung ich nicht bestimmen konnte.

Drei Äste des N. temporalis entspringen aus dem N. supramaxillaris. Der hintere Ast geht mit zwei Wurzeln hervor, in Folge dessen sich an dieser Stelle eine dreieckige Schlinge bildet; dieser Ast biegt sich zu den kleinen Muskeln der Ohrmuschel. Der folgende, mittlere Ast steigt schräg zu den Mm. auricularis anterior und auricularis superior empor, welche sich mit einander in primitiver Vereinigung befinden. Der vordere Ast theilt sich nach einem Verlauf von 1 cm in zwei Nerven, den hinteren und den vorderen. Der hintere Nerv biegt sich schräg zum M. frontalis und zum Oberlidtheil des M. orbicularis oculi und der vordere zum lateralen Theil des M. orbicularis oculi und zum Anfangstheil des M. zygomaticus. Folglich stellt dieser letztere Nerv den N. zygomaticus dar, aber in primitiver Form.

Der Stamm des N. supramaxillaris selbst verläuft zur Oberkieferregion. Er entsendet nach hinten einen feinen Anastomosenfasern (*an*), der sich mit dem N. auriculo-temporalis verbindet. In der Nähe des äußeren Randes des M. zygomaticus major entsendet er ein Ästchen (*c*) zum M. caninus, verläuft selbst unter den Mm. zygomaticus major und minor und zerfällt in einige (7—8) Nervenästchen, welche an verschiedenen Stellen mit einander Anastomosen bilden. In Folge dessen entsteht hier ein wahres Geflecht, an dessen Bildung auch die Äste des N. infraorbitalis Antheil nehmen. Aus diesem Geflecht entspringen zwei Nervenästchen, welche zu den Mm. zygomaticus major und minor emporsteigen. Das vordere Ästchen anastomosirt mit einem Nerv, der ebenfalls aus dem genannten Geflecht

hervorgeht und für die Mm. orbicularis oculi, levator communis und procerus nasi bestimmt ist; außerdem gehen aus diesem Geflecht Ästchen zur Versorgung der Mm. levator proprius nasalis und orbicularis oris hervor.

Der N. intermedius superior, von dessen Ursprung schon die Rede war, begiebt sich ebenfalls zur Oberkieferregion, entsendet Ästchen zum M. buccinator und endet im Oberlippentheile des M. orbicularis oris.

Der N. inframaxillaris senkt sich nach seiner Trennung vom Facialisstamme Anfangs nach unten parallel dem Rande des Unterkieferastes, an dessen Winkel er sich in den N. subcutaneus colli superior und N. marginalis theilt. Der N. subcutaneus colli superior zerfällt in fünf Zweige, welche zum Platysma verlaufen. Der N. marginalis begiebt sich parallel dem Rande des Unterkiefers zu den Muskeln der Unterlippe und entsendet außerdem ein feines Ästchen zum Mundwinkel.

Der N. intermedius inferior verläuft in gerader Richtung zum Mundwinkel und entsendet nach oben Ästchen zum M. buccinator und nach unten zu den Mm. risorius und triangularis.

Der N. auricularis posterior erscheint auch hier in zwei Nerven, von denen der vordere, schwache, welcher aus dem oberen Arm der ersten Schlinge des Facialis hervorgeht, sich zum M. auricularis auriculæ proprius begiebt und der hintere, stärkere, aus dem Anfangstheile des Facialisstammes selbst entspringt und zu den Mm. auricularis posterior und occipitalis verläuft.

## VIII. Das Mädchen.

Rechte Seite (Fig. 17). Aus dem N. supramaxillaris entspringen zwei Äste des N. temporalis, welche mit einander durch eine schräg verlaufende Anastomose verbunden sind. Der hintere Ast begiebt sich zum M. auricularis superior und zu den kleinen Muskeln der Ohrmuschel, und der vordere zum M. frontalis, zu dem Oberlidtheile des M. orbicularis oculi und zum M. corrugator supercilii. Von der Innervation des M. auricularis anterior wird später die Rede sein.

Aus dem N. supramaxillaris entspringt ferner der N. zygomaticus mit einer hinteren starken, und einer vorderen feinen Wurzel, außerdem ist dieser Nerv mit dem Stamme des N. supramaxillaris selbst mittels einer vertikal verlaufenden Anastomose verbunden. In Folge dessen bilden sich zwischen diesen beiden Nerven

zwei Schlingen — eine hintere dreieckige und eine vordere viereckige. Der N. zygomaticus begiebt sich zum lateralen Augenwinkel — zu den Mm. orbicularis oculi und zygomaticus.

Der N. supramaxillaris verläuft unter dem letzteren Muskel und theilt sich in einen oberen Ast für die Mm. orbicularis oculi, levator communis und procerus nasi, und einen unteren Ast für die Mm. caninus, levator proprius und nasalis.

An der unteren Peripherie des N. supramaxillaris entspringt in der Parotissubstanz der N. intermedius superior, welcher mit dem Stamme des N. supramaxillaris mittels einiger Anastomosen verbunden ist, in Folge dessen sich zwischen ihnen fünf Nervenschlingen theils dreieckiger, theils viereckiger Form bilden. Der N. intermedius superior begiebt sich zur Oberlippenregion und durchkreuzt in seinem Verlaufe unter spitzem Winkel den Ductus Stenonianus. Sein Endgebiet ist der M. orbicularis oris. Der N. intermedius superior ist außer der angegebenen Verbindung mit dem N. supramaxillaris noch mit dem N. intermedius inferior mittels dreier Anastomosen verbunden, aus denen feine Ästchen zum M. buccinator entspringen (*b, b, b*).

Der N. marginalis geht selbständig aus dem Stamme des Facialis hervor, aber er ist mit dem N. subcutaneus colli superior mittels einer horizontal verlaufenden Anastomose verbunden. Er verläuft über dem Rande des Unterkiefers zu den Muskeln der Unterlippe, welche er mit seinen beiden Endästen erreicht. Aus dem N. marginalis nehmen zwei Nerven ihren Anfang, ein unterer und ein oberer. Der untere Nerv — das ist der typische N. intermedius inferior, dem wir schon oft begegnet sind. Er entspringt mit zwei Wurzeln und begiebt sich zum Mundwinkel, zur Ober- und Unterlippe, wobei er durch seine Äste die Mm. orbicularis oris, triangularis und risorius Santorini versorgt. Was den oberen Nerv (*pr*) betrifft, so begegnen wir ihm zum ersten Mal<sup>1</sup>. Bald nach der Sonderung vom N. marginalis entsendet er nach hinten zum Facialisstamme einen feinen Anastomosenfaden, in Folge dessen sich zwischen ihm, dem Facialisstamme und dem N. marginalis eine in der Parotis gelegene Nervenschlinge von unregelmäßig viereckiger Form bildet, durch welche die A. und V. temporalis superficialis hindurchgehen. Dieser Nerv nähert sich in seinem ferneren Verlaufe dem unteren Rande des Ductus Stenonianus, begleitet ihn eine kurze Strecke weit

<sup>1</sup> Wir wollen ihn wegen seiner tiefen Lage N. intermedius superior profundus nennen.

und biegt sich unter dem N. intermedius superior zur Oberkieferregion, wo er unter den Mm. caninus und levator proprius Platz greift; diese Muskeln wie auch der M. nasalis bilden das Endgebiet des Nerven. In der Parotissubstanz gehen von ihm zwei Anastomosen-Nerven aus — ein oberer und ein unterer (*an*). Der obere verläuft ganz oberflächlich nach hinten und nach oben zur Ohrmuschel und durchkreuzt von vorn den Stamm des Facialis und den hinteren Ast des N. temporalis; er anastomosirt auf der hinteren Oberfläche der Ohrmuschel mit dem N. auricularis magnus. Der untere Nerv verläuft bogenförmig nach unten, nach hinten und nach innen und anastomosirt mit dem N. auriculo-temporalis. Kurz nach dem Hervortreten dieses Nerven aus der Parotis entspringt aus ihm der mittlere Ast des N. temporalis (*m*), welcher vertikal und ganz oberflächlich zur Schläfenregion emporsteigt, wobei er den N. intermedius superior, den N. supramaxillaris und den vorderen Ast des N. temporalis durchkreuzt; er erreicht den M. auricularis anterior, in welchem er sich ausschließlich verzweigt. Weiter nach vorn gehen von diesem Nerven zwei Äste zum M. buccinator aus (*b*, *b*).

Der N. subcutaneus colli superior theilt sich selbständig vom Facialisstamme ab und zerfällt nach einem leicht bogenförmigen Verlaufe nach unten und nach vorn in vier Äste, von denen der zweite mit dem dritten mittels einer feinen Anastomose verbunden ist. Die beiden ersten Äste verlaufen, dichotomisch sich theilend, in gerader Richtung nach unten und nach vorn zum vorderen Theil des Platysma; der dritte Ast biegt sich nach hinten und anastomosirt mit dem N. subcutaneus colli medius; der vierte, hinterste Ast steigt bogenförmig am vorderen Rande des M. sterno-cleido-mastoideus empor und vereinigt sich mit einem Nerven, der kurz nach dem Hervortreten des Facialisstammes aus dem Schädel von diesem Stamme ausgeht. Aus dieser Anastomose entspringen zwei Ästchen nach hinten zum hinteren Bauche des M. biventer und ein Ästchen nach vorn und nach innen zum M. stylo-hyoideus. In Folge dieses eigenthümlichen Weges des hinteren Astes des N. subcutaneus colli superior bildet sich zwischen ihm und dem Facialisstamme eine große Nervenschlinge von ovaler Form.

Der N. auricularis posterior ist hier durch zwei Nerven dargestellt, den vorderen, der für den M. auricularis auriculae proprius und den hinteren, der für die Mm. occipitalis und auricularis posterior bestimmt ist.



Die Anastomosen mit den Ästen des N. trigeminus sind überall gut ausgebildet.

Linke Seite (Fig. 18). Auf dieser Seite besteht im Gebiete der Verzweigungen des N. marginalis, des N. subcutaneus colli superior und des N. auricularis posterior eine fast vollkommene Übereinstimmung mit denselben Nerven der rechten Seite. Eine Verschiedenheit findet hauptsächlich im Charakter der Nervenverzweigungen im Gebiet des N. supramaxillaris statt.

Aus dem N. supramaxillaris entspringen zwei Äste des N. temporalis; der hintere Ast ist für den M. auricularis anterior, den M. auricularis superior und für die kleinen Muskeln der Ohrmuschel bestimmt; der vordere Ast, welcher mit dem N. zygomaticus hervorgeht, ist für den M. frontalis, den Oberlidtheil des M. orbicularis oculi und für den M. corrugator supercillii bestimmt. Von letztem Ast verläuft ganz oberflächlich nach hinten zur Ohrmuschel ein Nervenfaden (*an*), welcher den hinteren Ast des N. temporalis von vorn durchkreuzt und auf der Ohrmuschel mit dem vorderen Ast des N. auricularis magnus anastomosirt. Es ist bemerkenswerth, dass dieser vordere Ast des N. auricularis magnus durch eine kleine Nervenschlinge von spindelförmiger Gestalt hindurchgeht, welche sich an dem Facialisstamme selbst befindet.

Der N. zygomaticus, von dessen Ursprung schon die Rede war, ist durch eine vertikal verlaufende Anastomose mit dem Stamme des N. supramaxillaris verbunden, so dass sich zwischen ihnen eine dreieckige Nervenschlinge bildet. Der genannte Nerv ist für den lateralen Theil des M. orbicularis oculi und für den M. zygomaticus bestimmt.

Der Stamm des N. supramaxillaris verläuft unter dem letzteren Muskel und theilt sich in zwei Nerven, den oberen und den unteren; von dem oberen Nerv geht nach hinten und unten ein Anastomosenfaden aus, welcher sich in zwei Fäden theilt, die sich in den unteren Nerv begeben; in Folge dessen befinden sich zwischen diesen beiden Nerven zwei Schlingen. Der obere Nerv biegt sich, wie gewöhnlich, zum inneren Augenwinkel und entsendet Ästchen zu den Mm. zygomaticus minor, orbicularis oculi, levator communis und procerus nasi. Der untere Nerv verläuft unter dem M. levator proprius nach vorn und zerfällt über dem M. caninus in 6—7 Ästchen, welche durch verschiedene Anastomosen unter einander ein wahres Geflecht bilden. Aus diesem Geflechte entspringen Ästchen für die tiefe Muskulatur des Gesichts — Mm. orbicularis-caninus-nasalis.

Aus dem N. supramaxillaris geht während seines Verlaufs durch die Parotis der N. intermedius superior hervor, welcher mit dem Supramaxillaris-Stamme durch drei Anastomosen verbunden ist, so dass zwischen diesen beiden Nerven drei Schlingen sich bilden: zwei hintere von dreieckiger und eine vordere von viereckiger Form. Aus dem vorderen Winkel der letzteren Schlinge nimmt ein Nervenast (*an*) seinen Anfang, der sich nach hinten und leicht nach oben biegt, unter dem Stamme des N. supramaxillaris verläuft und sich mit dem N. auriculo-temporalis vereinigt, während aus dem unteren Winkel der genannten Schlinge ein langer feiner Ast (*tr*) hervor geht, der zum Mundwinkel (zu den Mm. triangularis, risorius Santorini) verläuft und mit einem der Ästchen anastomosirt, in welche der N. intermedius inferior zerfällt. Der N. intermedius superior ist ferner mit dem N. supramaxillaris durch eine bogenartig nach vorn gekrümmte Anastomose verbunden; von dieser Anastomose gehen drei Ästchen (*b, b*) zum M. buccinator hervor. Der N. intermedius superior zerfällt in der Nähe des Mundwinkels in drei Äste, die für die Mm. orbicularis oris und buccinator bestimmt sind.

---

Aus dem dargestellten thatsächlichen Befunde des Facialis ist ersichtlich, dass fast jeder Neugeborene eine Besonderheit in der Anordnung der Facialisäste vorstellt, bald in dieser, bald in jener Region, wobei in einer Region ein primitiver Zustand bestehen kann, in der anderen aber ein bedeutend differenzirter. Diese Besonderheiten bilden die Basis, auf welcher man die Lehre von den Variationen (den sog. Anomalien) der Facialisäste bei dem Erwachsenen gründen kann, worüber uns bisher fast nichts bekannt ist. Natürlich müssen als Grund zur Erklärung der Genese der verschiedenen Variationen der Facialiszweige beim erwachsenen Menschen nicht nur die von mir aus dem Studium der Entwicklungsgeschichte des Facialis bei dem menschlichen Embryo und beim Neugeborenen erhaltenen Daten dienen, sondern auch diejenigen der vergleichenden Anatomie, zu welchen in erster Reihe die bekannten werthvollen Untersuchungen RUGE's über die Halbaffen und Primaten gehören.

Diese embryologischen und vergleichend-anatomischen Daten benutzend, hoffe ich in nächster Zeit Untersuchungen über die Variationen des N. facialis beim erwachsenen Menschen vorzuführen, zu deren Studium ich bereits übergegangen bin.

Ein sehr interessantes Factum ist schon jetzt erwähnenswerth.

Ich meine die verschiedene Anordnung der Facialisäste auf beiden Seiten des Gesichts bei einem und demselben Individuum. Der thatsächliche Zustand der Facialisäste beim Neugeborenen lässt vermuthen, dass man auch beim Erwachsenen oft eine ungleiche Anordnung dieser Nervenäste auf beiden Gesichtsseiten antreffen kann, von deren Thatsächlichkeit ich mich bereits überzeugen konnte. Dieses bietet ein hohes Interesse nicht nur in morphologischer, sondern auch in physiologischer Beziehung dar.

Ferner lässt sich auch jetzt schon vermuthen, dass die größte Anzahl Variationen im Gebiete jener Nerven anzutreffen sein wird, welche für diejenigen Muskeln bestimmt sind, die zuerst beim Menschen erscheinen. Dieses kann Erklärung finden in dem weniger stabilen Charakter dieser Nerven, als bedeutend jüngerer Bildungen in der phylogenetischen Geschichte des Thierreichs.

Tomsk, den 1. Mai 1895.

---

### Litteraturverzeichnis.

---

- 1) BISCHOFF, Über die Großhirnwindungen des Menschen. München 1868.
- 2) ——— Über das Gehirn eines Gorilla. München 1877.
- 3) BROCA, Etude sur le cerveau du Gorille. *Revue d'Anthropologie*. Paris 1878.
- 4) ——— Du siège de la faculté du langage articulé. Paris 1865.
- 5) ——— De la différence fonctionnelle des deux hémisphères cérébraux. Paris 1887.
- 6) DUCHENNE, Mécanisme de la physiognomie humaine ou analyse électro-physiologique de l'expression des passions. Paris 1876.
- 7) EIMER, Zoologische Untersuchungen. 1874. *Archiv für mikr. Anatomie*. Bd. XIV. 1877.
- 8) R. FICK, Vergleichend-anatomische Studien an einem erwachsenen Orang-Utan. *Archiv für Anatomie und Physiologie*. 1895.
- 9) GEGENBAUR, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 4. Aufl. Leipzig 1890.
- 10) GRATIOLET, Les plis cérébraux de l'homme et des primates. Paris 1854.
- 11) ——— Bulletins de la Soc. d'Anthropologie. T. IV. 1869.
- 12) HENLE, Handbuch der Anatomie des Menschen. 1858.
- 13) V. HENSEN, Zur Entwicklung des Nervensystems. *VIRCHOW's Archiv*. Bd. XXX. 1864.
- 14) ——— Über die Nerven im Schwanz der Froschlärven. *Archiv für mikr. Anatomie*. Bd. IX.
- 15) O. und R. HERTWIG, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. 1878.

- 16) W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Leipzig 1889.
- 17) — Histogenese und Zusammenhang der Nervelemente. Archiv für Anatomie und Physiologie. Leipzig 1890.
- 18) — Anatomie menschlicher Embryonen. 8<sup>o</sup>. Mit Atlas. Fol. Heft I, II, III. 1880—1885.
- 19) — Acustico-facialisgebiet. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. Suppl. 1889.
- 20) KLEINENBERG, Hydra. Leipzig 1872.
- 21) MACALISTER, Annals and Mag. of Nat. Hist. Vol. VII. 1871.
- 22) OWEN, Proceedings of Zoolog. Soc. 1830.
- 23) PANSCH, Die menschenähnlichen Affen des Hamburger Museums. Über die Furchen und Windungen am Gehirn eines Gorilla. Hamburg 1876.
- 24) I. POPOWSKY, Skizze der vergleichenden Anatomie der Gesichtsmuskulatur der Thiere und des Menschen. Kiew 1888. (Russisch.)
- 25) — Untersuchung über die Gesichtsmuskulatur des Cercopithecus und das Verhalten des N. facialis zu derselben. Kiew 1890. (Russisch.)
- 26) — Les muscles de la face chez un nègre Achanti. L'Anthropologie. Paris 1890.
- 27) ROMANES, Phil. Trans. 1876—1877.
- 28) RUGE, Über die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XI. 1885.
- 29) — Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten. Leipzig 1887.
- 30) — Die vom Facialis innervirten Muskeln des Halses, Nackens und des Schädels eines jungen Gorilla. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XII. 1887.
- 31) THANE, Nature. Vol. XV. London 1876.
- 32) TURNER, The convolutions of the human brain. Edinb. Medical Journal. Vol. XI. 1866.
- 33) WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1886.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXII—XXIV.

- Fig. 1. Embryo von 2 Monaten. Dargestellt sind: der N. facialis und das Platysma.
- Fig. 2. Embryo von 3 Monaten. Anordnungsart der Zweige des N. facialis: N. auricularis posterior, N. subcutaneus colli superior, N. temporalis, N. supramaxillaris.
- Fig. 3. Embryo von 4 Monaten. Außer dem N. auricularis posterior und dem N. subcutaneus colli superior sind noch dargestellt: drei Äste des N. temporalis, zwei Äste des N. supramaxillaris, welche durch eine Anastomose mit einander verbunden sind, und der N. inframaxillaris.
- Fig. 4. Embryo von 4—5 Monaten. Außer den oben angeführten Ästen des N. facialis ist noch der N. intermedius dargestellt.



- Fig. 5. Embryo von 5—6 Monaten. Außer den oben angegebenen Nerven sind unter *b, b, b* die zum M. buccinator leitenden Ästchen, und unter *c* das zum M. caninus führende Ästchen dargestellt.
- Fig. 6. Embryo von 6—7 Monaten. Es sind zwei Nervenschlingen dargestellt, eine zwischen dem N. supramaxillaris und dem N. temporalis, und die zweite zwischen dem N. supramaxillaris und dem N. inframaxillaris befindliche.
- Fig. 7. Embryo von 7—8 Monaten. Zwei Nervenschlingen, eine zwischen dem N. supramaxillaris und dem N. inframaxillaris, und die zweite zwischen dem N. supramaxillaris und dessen unterem Aste. Die Ästchen zum M. caninus sind mit *c, c* bezeichnet.
- Fig. 8. Embryo von 7—8 Monaten. Eine Nervenschlinge im Verlaufe des Supramaxillarisstammes, aus welcher die Äste des N. temporalis ihren Anfang nehmen. Eine Anastomose zwischen dem N. supramaxillaris und dem N. intermedius. Eine Anastomose zwischen dem N. subcutaneus colli superior und dem N. subcutaneus colli medius. Mit den Buchstaben *b, b, b* sind die Ästchen zum M. buccinator, mit *c* ein Ästchen zum M. caninus, und mit *z* ein Ästchen zum M. zygomaticus bezeichnet.
- Fig. 9. Neugeborenes Mädchen. Außer dem N. intermedius superior ist noch der N. intermedius inferior dargestellt. Mit dem Buchstaben *c* ist ein Ästchen zum M. caninus, und mit *z, z* sind Ästchen zum M. zygomaticus bezeichnet.
- Fig. 10. Neugeborener Knabe. Zwei Nervenschlingen zwischen dem N. supramaxillaris und dem N. inframaxillaris und eine Nervenschlinge zwischen dem N. supramaxillaris und dem N. temporalis.
- Fig. 11. Neugeborener Knabe. *An* eine Anastomose zum N. auriculo-temporalis; *b, b, b, b, b* Ästchen zum M. buccinator; *c* ein Ästchen zum M. caninus; *s* ein Ästchen zum M. corrugator supercillii; *p* eine Anastomose zwischen dem vorderen und dem hinteren Ast des N. auricularis posterior.
- Fig. 12. Neugeborenes Mädchen. *b, b, b* Ästchen zum M. buccinator; *c, c* zum M. caninus; *n* ein Ästchen zum M. nasalis; *z, z* Ästchen zum M. zygomaticus.
- Fig. 13. Neugeborenes Mädchen.
- Fig. 14. Neugeborenes Mädchen. *Zygom.* N. zygomaticus; *Pp* Ästchen zum Nackentheil des Platysma; *r* ein Ästchen zum M. risorius Santorini; *Tr* ein Ast zum M. triangularis.
- Fig. 15. Neugeborener Knabe. Linke Seite. *An* eine Anastomose; *c* ein Ästchen zum M. caninus; *o* ein Ast zum M. orbicularis oris.
- Fig. 16. Rechte Seite desselben neugeborenen Knaben. *An* eine Anastomose zum N. auriculo-temporalis; *c* ein Ästchen zum M. caninus.
- Fig. 17. Neugeborenes Mädchen. Rechte Seite. *b, b, b, b* Ästchen zum M. buccinator; *an, an* Anastomosen, welche vom N. intermedius superior profundus ausgehen; *pr* der N. intermedius superior profundus; *zygom.* N. zygomaticus.
- Fig. 18. Die linke Seite desselben neugeborenen Mädchens. *An, an* Anastomosen. *b, b, b* Ästchen zum M. buccinator; *tr* ein Ast zum M. triangularis.

# Über die erste Anlage der Allantois bei Reptilien.

Von

**Dr. H. K. Corning**

in Basel.

---

Mit Tafel XXV.

---

Bei Gelegenheit einer Untersuchung über frühe Entwicklungsvorgänge bei Reptilien habe ich auch die Entstehung der Allantois verfolgt und einige Thatsachen gefunden, die vielleicht geeignet sind, ein neues Licht auf die Stellung dieses Organs zu werfen. Es handelt sich, kurz gesagt, um eine frühzeitig auftretende und lange bestehende Verbindung zwischen der Allantoishöhle und dem Cölom, eine Verbindung, die sehr bald nach dem Beginn der Höhlenbildung in der ursprünglich soliden Allantoisanlage auftritt, bevor der Durchbruch der Allantoishöhle gegen den Hinterdarm hin stattfindet. Später, z. B. noch bei einem Embryo von *Lacerta viridis* mit 16 Urvirbeln und bereits bläschenförmiger Allantois ist eine direkte Verbindung des Hinterdarmes mit der Allantoishöhle und der letzteren mit dem Cölom vorhanden. Ich habe diese Verhältnisse bei Flächenpräparaten, Quer- und Sagittalschnittserien von *Lacerta viridis*, *agilis* und *muralis*, sowie von *Tropidonotus natrix* und *Anguis fragilis* verfolgt.

Über die Anlage der Allantois bei Reptilien liegen Angaben von STRAHL<sup>1</sup> und von C. K. HOFFMANN<sup>2</sup> vor. STRAHL hat zuerst darauf

---

<sup>1</sup> STRAHL, Über die Entwicklung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1881. — Über Canalis neurentericus und Allantois bei *Lacerta viridis*. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1883.

<sup>2</sup> C. K. HOFFMANN, Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrbuch. Bd. XI. 1886.

aufmerksam gemacht, dass die Allantois als solide Anlage hinter dem Canalis neurentericus entsteht und dass in dieser soliden Anlage ein Lumen auftritt, welches sich erst sekundär mit dem Hinterdarm verbindet. STRAHL sagt (Arch. f. Anat. u. Phys. 1881. pag. 150): »Es tritt am hinteren Ende des Primitivstreifens ein Anfang (der Allantois) auf, der schon mit bloßem Auge zu sehen ist. Er besteht aus einer völlig soliden Zellmasse, von dem Aussehen des Primitivstreifens. An der Stelle, wo er in seiner ganzen Breite mit dem Primitivstreifen zusammenhängt, geht nach oben die hintere Amnionfalte, nach unten Darmfaserplatte und Entoderm ab.« Die Vorgänge sollen ähnlich sein, wie beim Meerschweinchen. »Bei beiden wächst zwischen Hautfaserplatte und Darmfaserplatte ein solider Zapfen in die Pleura-peritonealhöhle. . . . In einem ganz direkt auf dieses Entwicklungsstadium folgenden bildet sich inmitten des bis dahin nur von einer stellenweise abgegrenzten Lage von Zellen umsäumten Allantoiswulstes ein kleiner unregelmäßig gestalteter Hohlraum. Er ist im Anfang noch von den verschiedensten Balken von Zellen durchzogen und nur in einem Theile seiner Wand lassen sich zwei Zellenlagen unterscheiden. . . . Der Allantoishöhle kommt von vorn eine Art von Gang entgegen, der in seiner oberen Wand von dem Endwulst, in seiner unteren von Darmfaserblatt und Entoderm gebildet wird: es ist die Anlage des Allantoisganges. . . . Als nächste Fortsetzung in der Entwicklung ist das Auftreten einer Kommunikation zwischen der bis dahin isolirten Allantoishöhle und dem Enddarm zu verzeichnen.« STRAHL hebt dann noch den Unterschied hervor, der zwischen der Allantoisentwicklung bei Reptilien einerseits und bei Vögeln und Säugethieren andererseits durch das Auftreten einer Anfangs soliden Anlage, die erst sich später aushöhlt, gegeben ist. STRAHL wendet sich in seiner zweiten Abhandlung aus dem Jahre 1883 gegen die KUPFFER'sche Annahme, dass die Allantois aus einer Ausbuchtung der hinteren Wand des Urdarmes schon in einem sehr frühen Stadium entstehen soll.

C. K. HOFFMANN tritt, wie ich gleich bemerken will, mit Unrecht gegen die Angaben von STRAHL auf, indem er für *Tropidonotus natrix* behauptet, dass die Allantois nichts Anderes sei »als der hinterste Abschnitt des Schwanzdarmes, welcher sich bei der Abschnürung des hinteren Endes des Embryo bildet. Sie entsteht in einem Entwicklungsstadium, in welchem alle Zellen des postembryonalen Theils noch durchaus indifferent sind, und indem sich die Wände der Allantois fast unmittelbar an einander legen, scheint die Höhle zu

fehlen, obgleich sie schon vorhanden ist. Bei der weiteren Entwicklung wird der postembryonale Theil höher, aber schmaler, und sobald die Abschnürung der Gegend des Blastoporus sich nähert, nehmen die Zellen des Hypoblast, für so weit sie die Schwanzdarmhöhle begrenzen, eine cylinderförmige Gestalt an. Gleichzeitig beginnt die Anlage der Allantois sich zu einer großen Blase zu entfalten, und da diese Entfaltung sich auch nach vorn hin fortsetzt, tritt die Allantois mit dem Schwanzdarm in »freie Kommunikation«, obgleich beide nur scheinbar und nicht in Wirklichkeit von einander getrennt waren. . . . Die Allantois bildet sich gleichzeitig mit der Abfaltung des postembryonalen Theils, also unter direkter Bethheiligung des Hypoblast und des Mesoblast, und in dieser Beziehung verhalten sich die Schlangen und die Saurier vollkommen ähnlich und stimmen durchaus mit den Vögeln überein, wie ich dies schon früher näher zu begründen versucht habe«.

Ich habe die Ansichten von STRAHL und von C. K. HOFFMANN in extenso citirt, weil es die einzigen Angaben sind, die bisher über die erste Anlage der Allantois erschienen sind. Was meine eigenen Untersuchungen angeht, so beginne ich mit einem Stadium, welches weit früher ist als das früheste Stadium, in welchem man die erste Entstehung des Allantoishöckers zu verlegen hat; dem Stadium der Gastrulation.

Die Gastrulation bei Reptilien hat in neuerer Zeit durch WENCKEBACH<sup>1</sup> (*Lacerta muralis*) und durch WILL<sup>2</sup> (*Gecko* und Schildkröte) eine eingehende Darstellung erfahren. Ursprünglich war es meine Absicht, die an die Gastrulation sich anschließenden Stadien von *Lacerta*, sowie von *Tropidonotus natrix* und so weit mein Material reichte, auch von *Anguis fragilis* umfassend, durchzuarbeiten, speciell von dem Gesichtspunkte der Chorda- und Mesodermbildung aus. Durch die so eben citirten Abhandlungen von WILL und von WENCKEBACH ist dies wohl überflüssig geworden, und ich beschränke mich hier auf einige Einzelheiten, die mit der Entstehung der Allantois in Verbindung zu bringen sind.

Fig. 1 stellt einen Sagittalschnitt durch eine Keimscheibe von *Tropidonotus natrix* dar. Die Reptilienkeimscheibe ist in der Regel

<sup>1</sup> WENCKEBACH, Der Gastrulationsprocess bei *Lacerta agilis*. Anatom. Anzeiger. Bd. VII. 1892.

<sup>2</sup> WILL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Die Anlage der Keimblätter beim *Gecko* (*Platydictylus facetanus* Schreib.). Zoologische Jahrbücher. Bd. VI.



in ähnlicher Weise zum Dotter orientirt, wie die Vogelkeimscheibe; ihre Längsachse entspricht der Querachse des ovalen Eies. Diese Thatsache ist für das Hühnchen von DUVAL in einer schönen Abhandlung aus dem Jahre 1884 nachgewiesen<sup>1</sup> und auch von WILL für Gecko bestätigt worden. Letzterer bildet ein der Fig. 1 ähnliches Stadium von Gecko ab<sup>2</sup>. Meine Figur zeigt zunächst das noch nicht an allen Stellen einschichtige Ektoderm (*e*), sowie eine Anzahl verschieden großer, stark dotterhaltiger Zellen (*sec. ent*), die zwischen Ektoderm und Dotter in mehr oder weniger dichter Lagerung angeordnet sind. Diese Zellen werden von WILL als sekundäres Entoderm bezeichnet, im Gegensatze zum primären Entoderm, welches durch Einstülpung vom Urmund aus entsteht. Ich schließe mich dieser Bezeichnungsweise an. An einer Stelle (*pr*), die dem hinteren Ende der Keimscheibe entspricht, findet sich eine stärkere Anhäufung derartiger dotterhaltiger Zellen, welche nach oben hin ohne scharfe Grenze in die Zellen des Ektoderms übergehen. Ich vermag zwar nicht an meinen Präparaten ein Verhalten dieser Zellmasse gegen das Ektoderm zu erkennen, wie es WILL in seiner Fig. 35 abbildet, wo die großen dotterhaltigen Zellen des sekundären Entoderms bis an die Oberfläche dringen, indem die platten Zellen des Ektoderms gegen diese Stelle hin eine scharfe Grenze zeigen. Das sekundäre Entoderm, welches hier bis auf die Oberfläche reicht, wird von WILL als Primitivplatte bezeichnet; in ihrem Bereiche verschmelzen sekundäres Entoderm und Ektoderm, oder mit WILL zu sprechen, das Ektoderm differenzirt sich nicht im Bereiche der Primitivplatte. Es ist dies eine Stelle, welche wir für die Entwicklung der Allantois von vorn herein im Auge zu behalten haben.

Auf Fig. 2 (*Lacerta viridis*) haben wir den ersten Anfang der Gastrulation. Im vorderen Bereiche der Keimscheibe ist das Ektoderm derart, wie man es während der ersten Entwicklung der Medullarplatte auf Sagittalschnitten anzutreffen pflegt. Links von der mit *g* bezeichneten Grube sind die Ektodermzellen niedrig, ja sie besitzen den Charakter von Plattenepithelien. Unter diesen plattenförmigen Epithelzellen liegen dotterreiche Zellen, dichtgedrängt, besonders an der Stelle, wo die Gastrulaeinstülpung (*g*) beginnt. Vor dieser Stelle ist der Charakter der unter dem Ektoderm liegenden Zellen ein anderer; sie sind zwar eben so dotterreich wie die Zellen

<sup>1</sup> M. DUVAL, De la formation du blastoderme dans l'oeuf d'oiseau. Annales des Sciences nat. T. XVIII. 1884.    <sup>2</sup> Loc. cit. Fig. 35.

hinter der Einsenkung (*g*), doch sind sie mehr langgestreckt und machen den Eindruck, als ob sie von der Verdickung, die unmittelbar unter der beginnenden Einsenkung (*g*) liegt (*pr.pl* = Primitivplatte), nach vorn hin auswachsen würden. Es ist dies der Vorgang, den WILL auf seiner Fig. 45 darstellt, wo allerdings das Ektoderm hinter der Primitivplatte einen scharfen Abschluss erreicht und ein Theil der Primitivplatte, etwa zwischen *g* und \* meiner Fig. 2, nicht vom Ektoderm bedeckt wird. Es ist mir nicht gelungen, auf meinen Präparaten eine derartige Grenze zu sehen, womit ich nicht gesagt haben will, dass sie bei Gecko nicht vorhanden sei. Aus den Untersuchungen von WILL geht hervor, dass die Geckonen und die Schildkröten in Bezug auf die Gastrulation, sowie auf die Chorda- und Mesodermbildung sehr ursprüngliche Verhältnisse aufweisen. Immerhin will ich an die Schwierigkeit erinnern, welche für die Erkennung einer scharfen Grenze eines einschichtigen Plattenepithels auch bei vorzüglich konservirtem Material besteht. Die Zellenlage, welche sich hinter der Einsenkung (*g*) unter dem Ektoderm hinzieht, gehört zum Theil der Primitivplatte an, zum Theil ist sie wohl von den Zellen der Primitivplatte nach hinten gewuchert.

Fig. 3 stellt einen Längsschnitt durch ein typisches Gastrulastadium von *Lacerta viridis* vor dem Durchbruch des Urdarmes dar. Zunächst interessirt uns das Verhalten der Primitivplatte. Sie ist hier stark in die Länge gezogen, die Zellen liegen meist mehr so dicht zusammen, wie im vorhergehenden Stadium. Unter der Primitivplatte, sowie unter der ganzen übrigen Keimscheibe mit Ausnahme einer Stelle\*, an welcher der bei Reptilien regelmäßig vorkommende Durchbruch der Gastralhöhle gegen den Dotter hin erfolgen wird, liegen einzeln oder zu Zellklumpen angeordnet die Zellen des sekundären Entoderms. Das sekundäre Entoderm, von KUPFFER als Paraderm bezeichnet, ordnet sich erst spät zu einem einschichtigen Blatte, wobei die eigenthümlichen Zellstränge (*ent.str*) in den Dotter hineinwachsen, die KUPFFER<sup>1</sup> zuerst bei *Coluber Aesculapii* auffand und die ich<sup>2</sup> später für *Tropidonotus natrix* beschrieb und hypothetisch zur Blutbildung in Beziehung brachte. Ich benutze diese Gelegenheit um zu erklären, dass ich jetzt, nach Untersuchung einer größeren

<sup>1</sup> KUPFFER, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1882.

<sup>2</sup> CORNING, Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXVI.

Anzahl von Schlangenkeimscheiben, die Herkunft des Blutes aus derartigen Zellsträngen entschieden in Abrede stellen muss. Das Ektoderm ist vor dem Urmunde als Medullarplatte differenzirt; seine Kerne stehen mit ihren Längsachsen senkrecht auf die äußere Oberfläche. Der Urdarm ist als eine nach vorn hin enger werdende Spalte entwickelt. Die untere Wand des Urdarmes wird von Zellen gebildet, die von der Primitivplatte (*pr.pl*) ausgehen und den Charakter der Zellen der Primitivplatte wahren; sie zeichnen sich den Zellen des sekundären Entoderms gegenüber durch ihre geringere Größe und durch ihre langgestreckte Form aus. Die dorsale Wand des Urdarmes geht nach vorn hin in eine Zellenmasse über (*z*), in deren Bildung wohl auch einzelne Zellen des sekundären Entoderms aufgehen, wenigstens lässt sich keine Grenze zwischen dieser von der dorsalen Wand und dem vorderen Ende des Urdarmes ausgehenden Zellmasse und den großen, dotterhaltigen, lose zusammenliegenden Zellen des sekundären Entoderms ziehen.

Die letzte Figur, welche einen Sagittalschnitt durch ein eigentliches Gastrulastadium darstellt, ist Fig. 4 (*Lacerta muralis*). Sie unterscheidet sich von Fig. 3 dadurch, dass der Urdarm ventralwärts durchgebrochen ist, und zwar geschieht dies, wie WILL auch für Gecko angiebt, nicht etwa am vorderen Ende, sondern annähernd in der Mitte des auf der Höhe der Entwicklung stehenden Urdarmes. Ein kleiner Theil der unteren Wandung ist in unserer Figur noch dargestellt (*g*<sub>1</sub>). Das Ektoderm verhält sich vor dem Urmund ähnlich wie auf Fig. 3, oder auf der folgenden Fig. 5, wo die Medullarplatte nach vorn hin scharf abgegrenzt ist. Die dorsale Wand des Urdarmes (*u.d*) ist mächtiger als das darüber liegende Ektoderm, die Zellkerne sind nicht regelmäßig angeordnet, die Zellmasse wird nach vorn hin allmählich schwächer und hört in einiger Entfernung vom Urmunde ganz auf (*z*). Das sekundäre Entoderm hat sich zu einem bald ein-, bald mehrschichtigen Blatte differenzirt, seine Zellen sind noch stark dotterhaltig, aber kleiner als im Stadium der Fig. 3. Ganz anders als bei Fig. 3 verhält sich die Primitivplatte (*pr.pl*). Sie ist ventralwärts von dem sekundären Entoderm überzogen, welches hier aus platten Zellen besteht. Die Zellen der Primitivplatte sind dicht zusammengedrängt, besonders in ihrem vorderen Theil, wo sie die hintere und untere Wand des Urdarmes bildet. Hinten erhebt sich ein Höcker, in einiger Entfernung von der vorderen Urmundlippe gelegen und mit dieser eine Einsenkung begrenzend, an deren vorderem Ende der Urmund (*g*) den Eingang



in den Urdarm bildet. Der hinterste Theil dieser Einsenkung, unmittelbar nach vorn von dem Höcker (*h*) zeigt eine Anordnung der Zellkerne, aus der man schließen kann, dass hier die Zellen des Ektoderms oder der Primitivplatte Cylinderform angenommen hätten. Etwas Ähnliches hat schon KUPFFER gesehen<sup>1</sup> und als erste Anlage der Allantois gedeutet; ich kann seiner Deutung nicht zustimmen, um so weniger, als auf späteren Stadien, wo hinter dem Canalis neurentericus ganz unzweifelhaft die Allantoisanlage vorhanden ist, von einer derartigen Einstülpung nichts zu sehen ist. Übrigens ist letztere durchaus keine konstante Erscheinung und tritt nur vorübergehend auf, da man sie durchaus nicht auf allen Präparaten dieses Stadiums antrifft. Von der Primitivplatte aus nach hinten finden sich einzelne spindelförmige Zellen, welche die erste Anlage des peristomalen nach hinten auswachsenden Mesoderms bilden (*per.mes*). Sie treten wohl schon früher auf, sogar im Stadium der Fig. 2 scheinen derartige Zellen von der Primitivplatte aus nach hinten zu wuchern.

Das letzte Bild, welches hierher gehört, ist Fig. 5, ebenfalls von *Lacerta muralis*, ein Stadium, in welchem sich die Medullarplatte nach vorn hin ganz scharf abgegrenzt hat, indem sich auch der vorderste Theil der Medullarplatte zur Hirnplatte (*h.pl*) differenziert hat. Das Flächenbild des Embryo wird durch die Fig. 6 wiedergegeben. Auf Fig. 6 haben wir am hinteren Ende des Embryo die Primitivplatte (*pr.pl*), vor der Primitivplatte den hell erscheinenden Urmund (*g*) (das Präparat ist nach Färbung mit Alaunkochenille bei durchfallendem Lichte gezeichnet). Vor dem Urmund sieht man die Chordaanlage durchschimmern (*ch*), das Mesoderm hat sich bereits stark entwickelt und zwar das peristomale Mesoderm (RABL) vom Urmund aus nach hinten, das perigastrale Mesoderm von dem Urdarm aus nach beiden Seiten und nach vorn hin, so dass nur noch vor dem Embryo die sogenannte »mesodermfreie Stelle« noch den unmittelbaren Kontakt des Ektoderms und des sekundären Entoderms anzeigt. Auf der Fig. 5 sehen wir, dass der Canalis neurentericus viel steiler verläuft als der Urdarm bei Fig. 3. Die Chorda (*ch*) hat sich schon in bedeutender Ausdehnung entwickelt, nach vorn bis zu einem Punkte, welcher unter der Hirnplatte

<sup>1</sup> KUPFFER, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1882.



gelegen ist. Nach hinten vom Urmunde haben wir die Zellenmasse der Primitivplatte, die nach hinten hin zum peristomalen Mesoderm (*per.mes*) auszuwachsen anfängt. Das Cölom ist in diesem Stadium noch nicht aufgetreten. Unter der Primitivplatte liegt das einschichtige Epithel des sekundären Entoderms. In Bezug auf den steileren Verlauf des Canalis neurentericus möchte ich bemerken, dass WILL<sup>1</sup> diesen Vorgang durch die Annahme erklärt, dass die Primitivplatte, welche er für homolog dem Dotterpfropf der Amphibien ansieht, sich im Laufe der Entwicklung zurückzieht. Bei Amphibien zieht sich bekanntlich der Dotterpfropf auf einem gewissen Entwicklungsstadium aus dem immer enger sich schließenden Blastoporus zurück, respektive wird aus demselben zurückgedrängt und kommt dann ins Innere der Gastralhöhle zu liegen. In wie fern die Verhältnisse bei Amphibien und Reptilien zu vergleichen seien, möchte ich vor der Hand nicht entscheiden.

Fassen wir noch kurz den Vorgang der Gastrulation zusammen, so haben wir Folgendes zu beachten: In einem sehr frühen Entwicklungsstadium findet sich am hinteren Ende der Keimscheibe eine Verdickung, die Primitivplatte, eine Stelle, an welcher die Zellen des sekundären Entoderms (WILL) mit dem Ektoderm verschmelzen, ja möglicherweise direkt an die Oberfläche treten, indem das Ektoderm im Umfang der Primitivplatte überhaupt fehlt (WILL). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird eine Einsenkung auf Fig. 2, die sich als eine auf die vordere Partie der Primitivplatte beschränkte Delle darstellt. Von dieser Einsenkung geht nach vorn hin eine Zellenwucherung (auf Fig. 2 und 3 *z*) zu sehen), der Kopffortsatz (WILL). Das Ektoderm vor der Einsenkung differenziert sich zur Medullarplatte, hinter der Einsenkung ist das Ektoderm niedrig. Das sekundäre Entoderm zieht in der ganzen Ausdehnung der Keimscheibe hin in Form von mächtigen, dotterreichen Zellen, die eng mit den Zellen der Primitivplatte zusammenhängen. Es folgt nun die Ausbildung des Urdarmes, die Primitivplatte bildet den Boden derselben. Später, Fig. 4, bricht der Urdarm ventralwärts durch, seine vordere Strecke verliert die untere ventrale Wandung und lässt aus ihrer dorsalen Wand die Chorda hervorgehen, die hintere Strecke, von dem Urmund (*g*) an bis zur Durchbruchsstelle (*g*<sub>1</sub>), bildet den Canalis neurentericus.

Die wichtigste Stelle für die Bildung der Allantois ist die Primitiv-

<sup>1</sup> WILL, loc. cit.

platte. Sie giebt, in der Form, wie sie in Fig. 5 vorliegt, den Boden ab für die Bildung erstens des peristomalen nach hinten und nach der Seite hin auswachsenden Mesoderms, in welchem bei Embryonen von 3—4 Urwirbeln (*Lacerta muralis*) deutliche Cölomspalten aufzutreten anfangen; zweitens der Allantoisanlage, die als solider Knopf in das Cölom hineinwuchert und zwar gerade nach hinten, in der Fortsetzung der Längsachse des Embryo; drittens der Schwanzknospe. Es wird für das Verständnis am ersprießlichsten sein, wenn ich jetzt die Schilderung eines Längsschnittes anschließe, an welchem man die Bildung der Allantois, des Schwanzhöckers und des Cöloms erkennt, ohne jedoch den Zusammenhang mit der Schilderung der Fig. 5 zu verlieren. Die Fig. 7 stellt einen Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Lacerta muralis* dar, Fig. 8 die Flächenansicht des hinteren Körperendes eines auf gleicher Entwicklungsstufe stehenden Embryos.

An dem Sagittalschnitt sehen wir zunächst Folgendes: Nach rechts hin den Urmund (*g*) und den hintersten Theil der Medullarrinne (*m'*), die hier noch nicht geschlossen ist. In Bezug auf die Entwicklung der hintersten Enden der Medullarwülste bei Reptilien möchte ich hier eine Bemerkung einschalten, die ich wegen der Abgrenzung meines Themas nicht näher begründen oder mit Abbildungen erläutern kann. Es geht der Abschluss des Medullarrohres nach hinten hin in ganz ähnlicher Weise vor sich, wie er von R. VON ERLANGER<sup>1</sup> und Anderen für Amphibien geschildert wird. Die Medullarwülste umgreifen nach hinten hin den Urmund und schließen sich dorsalwärts von demselben; es bildet dann der hintere Theil des Urdarmes, oder der *Canalis neurentericus* die Verbindung zwischen Medullarrohr und Darm. Man kann sehr gut auf Querschnitten durch die Gegend hinter dem Urdarm den Anschluss der hinteren Enden der Medullarwülste erkennen und sieht, dass in einem gewissen Stadium zwischen den Medullarwülsten eine Zellmasse von der Primitivplatte aufsteigt, die vollkommen das Aussehen eines »Pfropfes« besitzt, wie sie auch WILL mit dem Dotterpfropf der Amphibien vergleicht. Derartige Bilder giebt WILL mehrere<sup>2</sup>.

Die Zellmasse nun, welche hinter dem Urmund gelegen ist (Fig. 7), erhebt sich zu einem Höcker (*Sch.kn*), Schwanzknospe oder Schwanzhöcker, auf welche sich die Medullarwülste hinter dem Ur-

<sup>1</sup> V. ERLANGER, Über den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrb. Bd. IV.

<sup>2</sup> WILL, loc. cit.

munde zusammenschließen. Nach hinten hin grenzt der Schwanzhöcker an eine Einsenkung, *a*, welche das hintere Ende der Primitivplatte bezeichnet. Diese Einsenkung bezeichnet die Stelle, an welcher der Durchbruch des Afters stattfinden wird, würde also nach den neueren Forschungen dem hinteren Ende des linearen Blastoporus der Amphibien entsprechen. Hinter dieser Einsenkung erhebt sich schon die hintere Amnionfalte (*amn*). Das Cölom hat sich hinter der Primitivplatte als eine mächtige Höhle gebildet, in welche der nunmehr deutlich sichtbare Allantoishöcker vorgewachsen ist. Der Allantoishöcker neigt sich mit seiner Spitze etwas ventralwärts und zeigt ein doppeltes Lumen, dessen Wand von hohen cylindrischen Zellen gebildet wird. Das größere dieser beiden Lumina steht in offener Verbindung mit der Cölomhöhle an einer Stelle, die annähernd der Spitze des Allantoishöckers entspricht. Diese Kommunikation ist bloß einfach vorhanden, an späteren Stadien werden wir sehen, dass noch eine zweite, ja eine dritte Verbindung der Allantoishöhle mit dem Cölom vorkommen kann, und zwar nach dem Durchbruch der Allantoishöhle in den Hinterdarm.

Dem Sagittalschnitt der Fig. 7 entspricht das Flächenbild Fig. 8. Die Bezeichnung ist die nämliche, *x* ist die Stelle des Durchbruchs der Allantoishöhle in die Cölomhöhle, *al* der Allantoishöcker, in welchem mehrere kleine Lumina zu bemerken sind. Bei *a* eine hellere Stelle, entsprechend der Einsenkung *a* auf Fig. 7; vor dieser helleren Stelle die Schwanzknospe *Sch.kn*. Das Flächenpräparat ist außerordentlich günstig, es ist das einzige, auf welchem ich die Kommunikation zwischen Allantoishöhle und Cölom bei einem in toto in Kanadabalsam eingebetteten Embryo habe sehen können. Überhaupt muss man die Embryonen zur Anfertigung von Sagittalschnittserien sehr sorgfältig aussuchen, indem schon in diesem Stadium (7—8 Urwirbel) eine Drehung des Embryo um seine Längsachse stattgefunden hat.

Das Auftreten des Lumens in der Allantoisanlage ist außerordentlich inkonstant. Bald ist in verhältnismäßig früher Zeit ein großes, einheitliches Lumen vorhanden, bald sind, wie bei dem Embryo der Fig. 7 und der Fig. 8, mehrere Lumina zu erkennen.

Zur Erläuterung der früheren Stadien der Allantoisentwicklung gebe ich noch die Figg. 9 und 10. Bei ersterem geht der Allantoishöcker als solide Anlage direkt nach hinten, ein Lumen ist noch nicht zu sehen. Die Schwanzknospe ist schon deutlich entwickelt. Der Embryo besitzt sechs Urwirbel. Beim Embryo der Fig. 10 sind



zehn Urwirbel entwickelt, die Allantoishöhle ist halbmondförmig, deutlich abgegrenzt, eine Kommunikation derselben mit dem Cölom ist nicht sichtbar. In diesem Stadium ist die Entwicklung des Allantoishöckers etwa so weit fortgeschritten, wie beim Embryo der Fig. 8.

Ich habe die früheste Entwicklung der Allantois auch bei *Lacerta viridis*, *Lacerta agilis* und bei *Tropidonotus natrix* und *Anguis fragilis* verfolgt. Ich verzichte darauf eine eingehendere Darstellung davon zu geben, denn sie würde sich so ziemlich mit dem über *Lacerta muralis* Gesagten decken. Doch möchte ich Eines hervorheben, nämlich das verschiedene Auftreten der ersten Allantoisanlage bei den untersuchten Embryonen, verglichen mit der Ausbildung der übrigen Organe. Ich habe mir über eine größere Zahl von Flächenpräparaten genaue Notizen gemacht und denke, dass es von Interesse sein dürfte, einzelne Klassen der Reptilien in dieser Beziehung untereinander zu vergleichen.

Am spätesten tritt die Allantoisanlage bei *Anguis fragilis* auf. Man kann überhaupt schon durch diese Eigenthümlichkeit Embryonen der Blindschleiche von Schlangen- und Eidechsenembryonen unterscheiden. Bei einem Embryo von *Anguis fragilis* mit 17 Urwirbeln und geschlossenem Medullarrohr ist von einer Allantoisanlage noch nicht die Rede, erst bei einem Embryo mit 27 Urwirbeln tritt sie in Form eines kleinen Knopfes am hinteren Ende der Embryonalanlage hervor, ungefähr auf der gleichen Stufe der Entwicklung, wie sie Fig. 9 für einen Embryo von *Lacerta muralis* mit sechs Urwirbeln darstellt. Der Unterschied ist also ein ganz beträchtlicher. Einen gewissen Maßstab für den Vergleich zwischen den einzelnen Reptilienklassen glaube ich in der Ausbildung der Vorniere angeben zu können. Bei günstigen Flächenpräparaten, d. h. solchen, bei denen die Drehung des Embryo auf die rechte Seite nicht zu stark ist, kann man die Vornierenbläschen deutlich abzählen und auch die zugehörigen Urwirbel erkennen. Die Vornierenbläschen fangen bei Eidechsen, Schlangen und Blindschleichen am sechsten Urwirbel an. Zuerst war ich im Zweifel darüber, ob nicht der Beginn der Vorniere am fünften Urwirbel anzusetzen sei, denn der erste Urwirbel ist so klein, dass man ihn, besonders bei stark gefärbten Präparaten, leicht übersieht. Allein die Durchsicht einer Anzahl von Flächenpräparaten ergab den sechsten Urwirbel als den ersten, der sich an der Bildung der Vorniere betheiligt. Beim Hühnchen giebt nach FELIX<sup>1</sup> der fünfte Ur-

<sup>1</sup> FELIX, Die erste Anlage des Exkretionssystems beim Hühnchen. Zürich 1891.



wirbel das erste Vornierenbläschen ab und zwar reicht nach ihm die Vorniere bis zum 15. Urwirbel nach rückwärts. Die Ausbildung der Vorniere entspricht bei Reptilien der Ausbildung der Urwirbel, sie beginnt bei allen von mir untersuchten Embryonen am sechsten Urwirbel und nimmt ihr Ende nach hinten hin in verschiedener Ausdehnung. Bei *Lacerta agilis*, *viridis* und *muralis* beginnt die Bildung der ersten Vornierenbläschen in einem Stadium mit 8—9 Urwirbeln, den Beginn der Vornierenbildung bei Schlangen und Blindschleichen habe ich nicht feststellen können. Bei dem Embryo von *Anguis fragilis* mit 16—17 Urwirbeln reicht die Vorniere vom 6. bis zum 13. oder 14. Urwirbel; bei dem Embryo mit 27 Urwirbeln vom 6.—18. Urwirbel als Vornierenbläschen, am 19. und 20. Urwirbel sind die Bläschen deutlich sichtbar, haben sich jedoch noch nicht von den Urwirbeln abgelöst. Bei einem anderen Embryo von *Anguis fragilis* mit 55—60 Urwirbeln beginnt sich der Schwanz bereits zu krümmen, es sind drei Kiemenspalten vorhanden, die Allantoisanlage ist bläschenförmig und hat sich bereits ventralwärts gewandt, die Vornierenbläschen erstrecken sich über etwa 40 Urwirbel. Bei einem anderen Embryo mit vier Kiemenspalten, an welchem die Zahl der Urwirbel nicht zu bestimmen war, ist die Allantois bereits gestielt, birnenförmig gestaltet; sie überragt kaum die schon angelegte erste Schwanzwindung.

Früher als bei *Anguis* scheint sich die Allantois bei Schlangen anzulegen. Es steht mir hier nur eine kleine Zahl von Präparaten zu Gebote; ich finde bei einem Embryo mit 18 Urwirbeln den Allantoishöcker mit einem Lumen und einer Kommunikation mit dem Cölom versehen; die Vornierenbläschen reichen vom 6.—15. Urwirbel. Bei einem Embryo mit 43 Urwirbeln ist die Allantois in Gestalt eines langen, birnförmigen Sackes ventralwärts ausgewachsen, in der Allantois sind Zellstränge zu erkennen, die Reste der ursprünglich vorhandenen Scheidewände zwischen den verschiedenen Lumina, die im Allantoishöcker auftreten. Bei einem Embryo mit 51 Urwirbeln ist die erste Schwanzkrümmung angelegt, der Stiel der Allantois ist noch länger als bei dem Embryo mit 43 Urwirbeln.

Was die Entwicklung bei *Lacerta agilis*, *muralis* und *viridis* angeht, so tritt die erste Anlage der Allantois in einem Stadium mit noch offenem Medullarrohr und etwa 6—8 Urwirbeln auf. Die Entwicklung des Allantoislumens scheint nicht regelmäßig in einem durch die Zahl der Urwirbel genau bestimmten Entwicklungsstadium vor sich zu gehen. Ich habe mir von zwei Exemplaren von *Lacerta*

viridis notirt: 1) Allantois mit deutlichem, halbmondförmigen Lumen, Vornierenbläschen am 6. und 7. Urwirbel abgelöst, am 8. schon angelegt, noch nicht abgelöst und 2) Allantois ohne Lumen, etwas weiter entwickelt als bei *Lacerta muralis* mit sechs Urwirbeln, Fig. 9 Vornierenbläschen am 6. und 7. Urwirbel schon angelegt, aber noch nicht abgelöst. — Es sind also hier individuelle Unterschiede in der Entwicklung vorhanden, die sich sowohl auf die Ausbildung der Allantois als auch auf die Entwicklung der Vorniere beziehen. Ich möchte beiläufig erwähnen, dass die Kopfhöhle hinter dem Auge auf Flächenpräparaten erst bei Embryonen mit 15—16 Urwirbeln zu sehen ist, und in diesem Stadium ohne Weiteres Eidechsen und Schlangembryonen unterscheiden lässt. Da sich *Anguis fragilis* durch die späte Ausbildung der Allantois von Schlangen, wie von Eidechsen unterscheidet, so sind Anhaltspunkte gegeben, um die Embryonen, wenigstens dieser drei Reptilienklassen schon in früher Entwicklungsperiode von einander zu unterscheiden. Vielleicht gelingt es weitergehenden Studien in den frühesten Entwicklungsstadien, sogar schon während der Furchung spezifische Unterscheidungsmerkmale zu erkennen; ich mache darauf aufmerksam, dass sich die Schlangengastrula durch die Weite der Gastralöffnung sofort von den Gastralstadien der Eidechsen und der Blindschleiche unterscheiden lässt, und dass auch die Furchungsstadien von *Tropidonotus natrix* Eigentümlichkeiten aufweisen, auf die ich hier nicht näher eingehen kann.

Die Allantois wendet sich nun bald nach dem Stadium der Fig. 10 ventralwärts, während sich der Schwanzhöcker deutlicher abhebt und sein Wachsthum nach hinten beginnt. Der Schwanzhöcker setzt sich von der Allantois ab durch eine Einsenkung *a*, eine Stelle, an welcher später der After zum Durchbruche kommen wird. Die Fig. 11 zeigt die Allantoisanlage bei einem Embryo von *Lacerta viridis* mit 20—21 Urwirbeln. Die Höhle der Allantois (*al.h*) ist schon beträchtlich, die Allantois hat sich ventralwärts gewandt und wird von der Schwanzknospe getrennt durch eine Einsenkung (*a*). Die Schwanzknospe ist bereits nach hinten etwas ausgewachsen. Eine Kommunikation mit dem Darm ist auf dem Flächenpräparat nicht sichtbar, jedoch bereits vorhanden. Die Kommunikation mit dem Cölom konnte ich nicht nachweisen.

Nachdem ich die Verbindung von Darm und Cölom durch die Allantoishöhle gefunden hatte, musste es mir daran liegen, dieselbe in späteren Stadien der Entwicklung noch zu verfolgen. Es ist dies nicht leicht, da Sagittalschnitte sich wegen der starken Ver-

krümmung der Embryonen nur ausnahmsweise gewinnen lassen. In Fig. 12 habe ich eine Zeichnung aus mehreren Schiefschnitten kombiniert, welche die Verbindung noch bei einem Embryo von *Lacerta muralis* mit 16 Urwirbeln zeigt. Richtiger gesagt es existiren zwei Verbindungen mit dem Cölom, überhaupt scheint die Zahl der Verbindungen nicht regelmäßig zu sein. Der Darm (*d*) ist schräg getroffen, sein Epithel ist nicht so hoch, wie das Epithel der Allantoishöhle. Die Lichtung der Allantoishöhle ist vielleicht doppelt so groß wie diejenige des Darmes. An der Öffnung der Allantoishöhle gegen das Cölom (*coel*) bildet das Epithel der Allantoishöhle mit dem Epithel der Splanchnopleura (*Sp.pl*) zwei Lippen, welche die Öffnung (*x*) einfassen. Von einem Kunstprodukte kann nicht die Rede sein, das Epithel der Allantois geht ohne Weiteres in das niedrige Epithel der Splanchnopleura über. Die Blutgefäße der Allantois haben sich bereits mächtig entwickelt (*al.g*).

Ich möchte es dahingestellt sein lassen, ob die Verbindungen mit dem Cölom noch in späteren Stadien nachzuweisen seien, jedenfalls ist es mir nicht gelungen, sie nach dem Stadium von *Lacerta muralis* mit 16 Urwirbeln zu sehen. Doch muss man bei der Beurtheilung ihres Vorkommens mit der Schwierigkeit, günstige Schnitte zu gewinnen, rechnen.

Jedenfalls ist aber die Thatsache, dass eine derartige Verbindung existirt, bemerkenswerth. Es wird sich bei ihrer Beurtheilung fragen, ob ihr ein cänogenetischer oder ein phylogenetischer Werth zukommt; ist sie eine Erwerbung innerhalb der Klasse der Reptilien, oder besitzt sie für die Beurtheilung der Herkunft des Organs eine Bedeutung? Zunächst sah ich mich in der Litteratur um, ohne Erfolg. Die Entwicklung der Allantois des Hühnchens ist wiederholt durchgearbeitet worden, zuletzt von M. DUVAL<sup>1</sup>, welcher die Bildung der Höhlung als eine Ausstülpung aus dem Entoderm beschreibt und von einer Kommunikation mit dem Cölom nichts erwähnt. Zwar stammt die Untersuchung DUVAL's aus dem Jahre 1877, also vor der Einführung der Paraffinmethode, welche allein die Herstellung genügender Schnittserien ermöglicht. Vielleicht dass hier die neueren Methoden auch neuere Aufschlüsse bringen werden.

<sup>1</sup> M. DUVAL, Étude sur l'origine de l'allantoïde chez le poulet. Revue des sciences naturelles. 1877.

In dem Aufsatz von R. BONNET<sup>1</sup> über die Bildung der Allantois und des Afters bei den Wiederkäuern glaube ich einen Anhaltspunkt zu finden für die Annahme, dass auch bei Säugethieren eine Verbindung zwischen Darm und Cölom vorkommt. Zwar erwähnt BONNET eine derartige Verbindung nicht, aber er zeichnet sie so deutlich ab, dass ich an ihrem Vorkommen zuerst nicht zweifelte. Man vergleiche die Fig. 8 von BONNET, darstellend einen Sagittalschnitt durch das Caudalende eines Schafembryo von 17 Tagen 8 Stunden mit 12 Paar Ursegmenten. Genau in der gleichen Weise, wie ich es in der Fig. 7 gezeichnet habe, geht hier das Epithel der Allantoishöhle am hinteren Ende der Allantois in das Epithel des visceralen Blattes des Mesoderms über. Die Öffnung ist sogar viel weiter als ich sie bei *Lacerta muralis* gefunden habe. Die Fig. 9 von BONNET, nach MIHALCOVIC, ein Sagittalschnitt durch einen Kaninchenembryo von 10 mm Länge mit bläschenförmiger Allantois, zeigt keine Verbindung zwischen Allantoishöhle und Cölom. In Bezug auf seine Fig. 8 theilt mir Herr Professor BONNET mündlich mit, dass die betreffende Öffnung als Riss aufzufassen sei, ich erwähne daher die Figur an dieser Stelle nur, weil sie geeignet ist, die Vorstellung aufkommen zu lassen, als ob die bei Reptilien vorhandene Kommunikation zwischen Darm und (Allantois) Cölom auch bei Säugethieren zu finden sei.

Ich vermag, wie bereits erwähnt, keine Erklärung für das Vorkommen einer derartigen Verbindung zu geben. Nach der Cölomtheorie sind Cölom und Darm ursprünglich gleicher Herkunft, aber diese Thatsache erklärt nicht das sekundäre Auftreten einer Verbindung zwischen den beiden Höhlen in relativ späten Entwicklungsstadien. Dass eine derartige Verbindung in der Ontogenese auftritt und eine Zeit lang bestehen bleibt, ist eben so wenig erklärlich wie die Kommunikation der Peritonealhöhle mit der Außenwelt vermittels der Pori abdominalis. Wir können nur hoffen, dass in dem einen wie in dem anderen Falle durch neue Untersuchung Licht geschaffen werde.

Basel, 15. Juli 1895.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXV.

<i>al</i> Allantoishöcker,	<i>coel</i> Cölom,
<i>al.h</i> Allantoishöhle,	<i>can.n</i> Canalis neurentericus,
<i>amn</i> Amnion,	<i>d</i> Darm,
<i>al.g</i> Allantoisgefäße,	<i>e</i> Ektoderm,
<i>ch</i> Chorda,	<i>ent.str</i> Entodermstrang,
<i>ch,</i> vorderes Ende der Chorda,	<i>ent</i> Entoderm,

<sup>1</sup> BONNET, Über die Entwicklung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern und über die Bedeutung der Primivirinne und des Primivirstreifs bei den Embryonen der Säugethiere. *Anatom. Anzeiger*. 1888. pag. 105.



*g* Gastrulaeinstülpung,

*h.pl* Hirnplatte,

*h* hinteres Ende der von KUPFFER beschriebenen und als erste Allantoisanlage gedeuteten Einstülpung der Primitivplatte,

*m* Medullarrinne,

*pr.pl* Primitivplatte,

*per.mes* peristomales Mesoderm,

*sec.ent* sekundäres Entoderm,

*Sch.kn* Schwanzknospe,

*sp.pl* Splanchnopleura,

*t* »mesodermfreie Stelle«,

*u.d* Urdarm,

*u.w* letzter Urwirbel,

*x* Kommunikation zwischen Allantoishöhle und Cölom.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch eine Keimscheibe von *Tropidonotus natrix*.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch eine Keimscheibe von *Lacerta muralis* im Stadium der beginnenden Gastrulation.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch ein Gastrulationsstadium von *Lacerta muralis*.

Fig. 4. Sagittalschnitt von *Lacerta muralis*. Spätes Gastrulationsstadium.

Fig. 5. Sagittalschnitt von *Lacerta muralis*. Unmittelbar vor der Bildung des ersten Urwirbels.

Fig. 6. Flächenansicht von *Lacerta muralis*. Unmittelbar vor der Bildung des ersten Urwirbels.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch das hintere Körperende eines Embryos von *Lacerta muralis* mit 7—8 Urwirbeln.

Fig. 8. Flächenansicht. *Lacerta muralis*, 7—8 Urwirbel.

Fig. 9. Flächenansicht. *Lacerta muralis*, 6 Urwirbel.

Fig. 10. Flächenansicht. *Lacerta muralis*, 10 Urwirbel.

Fig. 11. Flächenansicht. *Lacerta viridis*, 20—21 Urwirbel.

Fig. 12. *Lacerta muralis*, 16 Urwirbel, hinteres Körperende aus mehreren Schnitten kombiniert.

# Die Sklerozonie des Humerus.

Zugleich ein Beitrag zur Bildungsgeschichte dieses Skelettheiles.

Von

**Louis Bolk.**

---

*(Aus dem anatomischen Laboratorium zu Amsterdam.)*

---

Mit 12 Figuren im Text.

---

In der folgenden Abhandlung beabsichtige ich die Sklerozonen am Humerus in deren Verlaufe und gegenseitigem Verhalten zu beschreiben und von ihnen aus einige Schlüsse auf die Genese des Knochens zu ziehen. Es handelt sich hier um eine direkte Fortsetzung meiner beiden vorhergegangenen Aufsätze, wesshalb ich, mit Bezug auf die Grundanschauung der Korrelation zwischen Skelett- und Muskelsystem, auf die dortigen Auseinandersetzungen verweisen darf (s. Morph. Jahrb. Bd. XXI—XXII).

Wie am Femur, so ist auch am Humerus, sowie am ganzen Skelette der freien Extremität, das kontraktile Material eines Myomeres an zwei einander gegenübergestellten Flächen zur Anheftung gekommen. Die eine Fläche der Extremitätensprosse sah dorsal-, die andere ventralwärts. Am ganzen Skelette der freien Gliedmaße lassen sich also mit Bezug auf die Muskelanheftung zwei Flächen unterscheiden; an die eine heftet sich das ursprünglich dorsal vom axialen Blastem sich erstreckende Myomerenmaterial fest, an die andere Fläche kommt das ventral vom mesenchymatösen Mutterboden sich befindende kontraktile Material zur Anheftung. Ich werde diese beiden Flächen als Dorsoplanum und Ventroplanum unterscheiden. — Welcher Oberflächentheil dem Dorsoplanum, welcher

dem Ventroplanum anheimfällt, lehrt uns die Innervation der Muskeln. Das Ventroplanum stellt sich zusammen aus den Insertionsstellen der ventral innervierten Muskeln. Diese Muskeln sind Derivate der ursprünglich ventral vom axialen Blastem gelagerten indifferenten Muskelmasse. Dasselbe gilt mutatis mutandis für das Dorsoplanum.

Die untenstehende Tabelle giebt Auskunft darüber, in welchen Muskeln des Oberarms wir das Material der verschiedenen Myomeren wiederfinden.

Das vierte Cervicalmyomer trägt zum Aufbaue der betreffenden Muskulatur nicht immer bei. Ausnahmsweise kann es im *M. supraspinatus* wiedergefunden werden (cf. EISLER, Die Homologie der Extremitäten).

Muskeln des Oberarmes	Innervation aus folgenden cervi- calen Spinalnerven	Zugehörigkeit zu dorsalen oder ventralen Ge- bieten
Supraspinatus	(4. 5.) 5. 6.	d.
Infraspinatus	5. 6.	d.
Deltoides	5. 6.	d.
Brachio-radialis	5. 6.	d.
Teres minor	6.	d.
Teres major	6. 7.	d.
Anconaeus extern.	6. 7.	d.
Latissimus dorsi	6. 7. 8.	d.
Extensor carpi rad.	6. 7. 8.	d.
Anconaeus intern.	7. 8.	d.
Brachialis int.	5. 6.	v. d.
Pectoralis major	5. 6. 7.	v.
Coraco-brachialis	6. 7.	v.

Die Angaben in dieser Tabelle sind aus dem anatomischen Bau desselben Individuums entlehnt, welches zur Angabe der Innervation Dienste leistete, sofern diese die Feststellung der Sklerozonie am Schultergürtel ermöglichte. Vergleicht man die in der Tabelle niedergelegten Befunde mit jenen, welche von EISLER mitgeteilt und für eine Konstruktion der Sklerozonie der Scapula jüngst benutzt sind, so erhellt, dass bei dem von mir verwertheten Individuum der ganze Schultergürtel ein wenig mehr distal angelegt war als bei dem durch EISLER untersuchten Objekt. Trägt man diesem Umstand Rechnung, so decken sich innere Konstruktionen bezüglich der Scapularplatte vollkommen.

Auffallend ist der Umstand, dass so wenig Muskelindividuen ventralen Ursprungs an der Diaphyse des Humerus sich festheften. Wir treffen nur drei derartige an, nämlich den *M. pectoralis major*, den *Coraco-brachialis* und den *Brachialis internus*. Der letztgenannte Muskel ist, was die Tabelle angiebt, theils von dorsaler, theils von ventraler Herkunft. Der diploneure Charakter des Muskels erläutert das. Die Elemente des *Brachialis internus*, welche vom *N. musculocutaneus* innervirt werden, sind ventraler Natur, jene, welche vom *N. radialis* versorgt sind, gehören der dorsalen Muskulatur zu; sie entsprechen jener Portion des Muskels, welche hinter der *Deltoides*-insertion Ursprung nimmt.

Das Ventroplanum dehnt sich aus über die Insertionsstellen des Pectoralis major, Coraco-brachialis und größtentheils des Brachialis

Fig. 1.

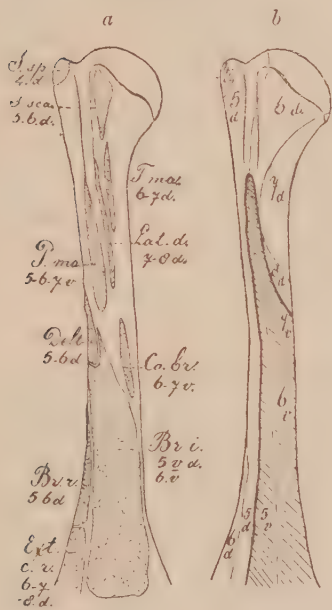
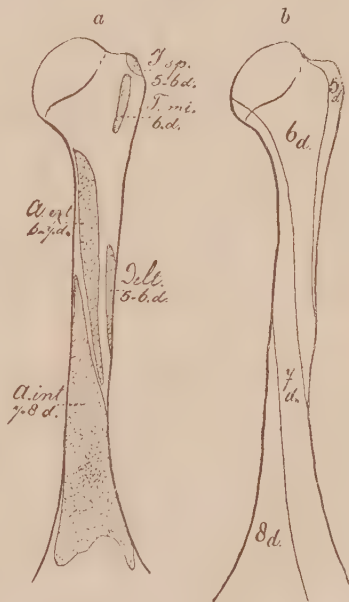


Fig. 2.



Vorderansicht des Humerus. Bei *a* sind die Ursprungsflächen der Muskeln durch punktierte Zonen abgegrenzt, und ist angegeben, aus welchen cervicalen Myomeren die unterschiedenen Muskeln aufgebaut sind. Bei *b* ist durch Schraffurung das Ventroplanum vom Dorsoplanum zu unterscheiden und sind die Sklerozonengrenzen angegeben.

Hintere Fläche des Humerus, bei *a* mit den Ursprungsflächen der Muskeln, bei *b* mit Angabe der Sklerozonengrenzen.

internus. Die übrige Oberfläche des Humerus fällt dem Dorsoplanum zu. Die Fig. 1 bringt die Ausdehnung des Ventroplanum zur An-



schauung. Am Ventroplanum können wir zwei Ränder unterscheiden, von denen der eine ursprünglich cranialwärts, der andere caudalwärts gerichtet gewesen war.

Embryologische Daten und die zu konstruierende Sklerozonie zeigen, dass der laterale Rand des Ventroplanum ursprünglich cranialwärts, der mediale caudalwärts gerichtet gewesen sind. Dem Lateralrande entlang werden wir dem zufolge auch das meist proximale Myomer zur Anheftung kommen sehen. Proximal hört das Ventroplanum nach Einschluss der Pectoralisinsertion auf, es kommen proximalwärts am Humerus keine ventrale Muskeln mehr zum Ansatz. Das nach oben verjüngte Ventroplanum kann man sich aber zum Sulcus intertubercularis fortgesetzt denken, und, obwohl hier keinerlei Muskeln zur Anheftung gelangen, findet man den Sulcus intertubercularis doch ausgefüllt von der Sehne des langen Bicepskopfes. Dieser ist aber ein ventraler aus dem fünften und sechsten cervicalen Myomer herstammender Muskel. Diese Thatsache soll später Verwerthung finden.

Unter Hinweis auf eine früher geäußerte Deutung der Membranae intermusculares (Morph. Jahrb. Bd. XXII. pag. 360) mache ich darauf aufmerksam, dass wir die beiden Membranae auch am Humerus wieder zwischen ventraler und dorsaler Muskulatur sich ausbreiten sehen, und dass ihre Anheftungslinie am knöchernen Skelette zusammenfällt mit beiden Grenzen des Ventroplanum.

Das zum vierten cervicalen Myomer gehörige Sklerozon.

Dasselbe ist nicht immer am Humerus anwesend. Nur in denjenigen Fällen, in denen der *M. supraspinatus* noch aus dem betreffenden Myomer Material entlehnt (EISLER, ego, l. c.), erstreckt sich das vierte Sklerozon über eine auf Fig. 1 umschriebene Fläche der oberen Facetten des *Tuberculum majus* aus. Der Vollständigkeit halber ist das Sklerozon auf den Abbildungen mit in Betracht gezogen worden.

Das zum fünften cervicalen Myomer gehörige Sklerozon.

Dasselbe wird in seinem ventralen Abschnitte — dort also, wo es dem Ventroplanum zugehört — in sich fassen müssen: einen Theil der Anheftungsflächen des *Brachialis internus* und *Pectoralis major*. In seinem dorsalen Abschnitte umfasst es den übrigen Theil des

Supraspinatus, fernerhin einen Theil der Insertionsflächen des Infraspinatus, Subscapularis, Deltoideus, Brachio-radialis und jenen Theil des M. brachialis internus, welcher vom N. radialis innervirt ist. Der Radialisast für diesen Muskel stammt in den meisten Fällen aus dem fünften cervicalen Spinalnerv und nur bisweilen aus dem fünften und sechsten (HERRINGHAM, The minute Anatomy of the brachialis Plexus. Journ. of Anat. a. Phys. Vol. XLI. Der Verlauf des Sklerozons ist auf Grund dieser Angaben unschwer zu konstruieren. Das Sklerozon umfasst eine Zone, welche sich unmittelbar längs des lateralen Randes des Ventroplanum erstreckt. Es bestreicht den lateralen Abschnitt der Ursprungsfläche des Brachialis internus, um dann proximalwärts verlaufend eine schmale laterale Zone von der Pectoralisinsertion in sich zu fassen. Danach verläuft es proximal- und zugleich ein wenig medianwärts in der Art, dass es den oberen Theil der Subscapularisinsertion und des Sulcus intertubercularis schneidet, um nun über den lateralen Theil des Gelenkkopfes zu ziehen. Das dem vierten Cervicalmyomer zugehörige Sklerozon wird umgriffen, und darauf erreicht das fünfte Sklerozon die Hinterfläche des Humerus. Es fasst einen lateralen Abschnitt der mittleren Facette des Tuberculum majus in sich und läuft dann an der lateralen Kante des Humerus derartig abwärts, dass es einen Theil der Deltoideusinsertion, die Ursprungsfläche der dorsalen Elemente vom M. brachialis internus und einen schmalen Abschnitt der Ursprungsfläche des Brachio-radialis in sich aufnimmt.

Der Verlauf ist also ein sehr einfacher. Beiderseits vom lateralen Rande des Ventroplanum, weiterhin bogenförmig um das 4. Sklerozon verlaufend, nimmt das 5. Sklerozon jenen Theil der Humerusoberfläche ein, welcher zur Zeit, als die Extremitätensprosse transversal vom Rumpfe abstand, proximalwärts sab. Auch am Humerus tritt dieselbe Erscheinung zu Tage, welche auch am Femur besteht, dass nämlich die ventralen und dorsalen Derivate des meist proximalen Myomers einander direkt angelagert sind.

Das zum sechsten cervicalen Myomer gehörige Sklerozon.

In allen ventralen Muskeln, welche an der Humerusdiaphyse sich festheften, findet sich Material dieses Myomers wieder, so dass im Ventralabschnitte des bezüglichen Sklerozons ein Theil dieser Anheftungsflächen gesucht werden muss. Mit Ausnahme des M. anconaeus internus entlehnen eben so alle dorsalen Muskeln Material vom

6. cervicalen Myomer. Der Ventralabschnitt dieses Sklerozons nimmt distal den ganzen restirenden Theil der Ursprungsfläche des Brachialis internus ein, da dieser Muskel nur aus dem 5. und 6. cervicalen Myomer gebildet ist. Der Ventralabschnitt verläuft weiter proximalwärts erst über die Insertionsfläche des Coraco-brachialis, von dem er einen lateralen Theil in sich aufnimmt. Danach, nach oben sich verjüngend, zieht er über eine mittlere Zone der Pectoralisinsertion, um nun unter rascher Verbreiterung medial ausbiegend den unteren Theil des Sulcus intertubercularis, den oberen Theil der Insertion des Latissimus dorsi und Teres major und den restirenden, distalen Theil der Subscapularisinsertion in sich aufzunehmen. Danach verläuft das Sklerozon über den Humeruskopf, welchen es fast ganz in Anspruch nimmt, um nun erst an der Dorsalfläche des Humerus den restirenden Theil des Tuberculum majus mit den Insertionen des Infraspinatus und Teres minor, und weiterhin einen lateralen Theil der Ursprungsflächen des Anconaeus externus in sich aufzunehmen. Danach biegt es sich wieder zur vorderen Fläche des Humerus, nimmt unter allmählicher Verschmälerung den restirenden Theil der Deltoidesinsertion in sich auf, um über die Ursprungsflächen des Brachio-radialis und der Extensores carpi-radiales an der vorderen Fläche des Humerus zu enden.

Ein ansehnlicher Theil der Humerusoberfläche fällt also diesem Sklerozon zu, welches dasjenige des 5. cervicalen Myomers an allen Seiten ringförmig umfasst.

Das zum siebenten cervicalen Myomer gehörige Sklerozon.

Der metameren Anlage der Muskeln zufolge erstreckt sich dieses Sklerozon über die Insertionsflächen der ventralen Mm. coraco-brachialis et pectoralis major und über die Flächen der dorsalen Mm. latissimus dorsi, teres major, anconaeus externus et internus und des Extensor carpi-radialis. Es heften sich am distalen Theile der Vorderfläche der Diaphyse keine Muskeln fest, welche aus dem 7. cervicalen Myomer sich differenzirt haben. Das 7. Sklerozon umfasst den restirenden Theil der Insertion des Coraco-brachialis, nimmt weiterhin in sich auf die meist mediale Zone der Pectoralisinsertion, eine mittlere Partie der Insertion des Latissimus dorsi, den distalen Theil der Insertion des Teres major. Das Sklerozon biegt nunmehr zur hinteren Fläche des Humerus um, wo es über die restirende mediale Ursprungsfläche des Anconaeus externus und über

die laterale Fläche des *Anconaeus internus* sich ausdehnt. Hierbei fasst es zugleich einen Theil der Ursprungsfläche des *Extensor carpi radialis* in sich.

Das zum achten cervicalen Myomer gehörige Sklerozon.

Entlehnt der *Pectoralis major*, wie bei dem von mir untersuchten Individuum, kein Bildungsmaterial aus diesem Myomer, so findet sich dasselbe nur in den dorsalen *Mm. latissimus dorsi et anconaeus internus* wieder.

Es beginnt an der ventralen Seite des Humerus, wo es den distalen Abschnitt der Insertion vom *Latissimus dorsi* in sich fasst, biegt dann zur Dorsalseite des Knochens um und erstreckt sich hier über den restirenden medialen Theil der Ursprungsfläche des *Anconaeus internus*.

Es wird auffallen, dass, obgleich auch der *Extensor carpi radialis longus* aus dem 8. cervicalen Myomer sich differenzirt hat, das Sklerozon in den Figuren nicht über dessen Ursprungsfläche verläuft. Die Ursache hierfür ist darin zu suchen, dass für eine richtige Konstruktion der Sklerozonen an den Epicondylen des Humerus, die genauere Kenntnis erforderlich ist, welche Myomeren sich an ihnen festheften, in wie fern die kontraktile Elemente an den Sehnen zwischen den Muskelbäuchen ihren Ursprung nehmen.

An die Darstellung der Sklerozonie füge ich im Folgenden einige Bemerkungen an, welche zu verschiedenen Folgerungen Veranlassung geben.

Die metamere Muskelanheftung tritt am Humerus deutlich zu Tage. Sie konnte auch für andere Theile des Extremitätenskelettes nachgewiesen werden.

Es ist auch hier wieder ausdrücklich hervorzuheben, dass die Sklerozonie einen Flächenbegriff und keinen morphotischen Begriff bedeute. Ich schließe also aus der Sklerozonie nicht etwa auf eine metamere Anlage des Skelettes im Sinne der metameren Muskelanlage zurück. Ich bin allerdings der Ansicht, dass das Mesenchym, woraus derjenige Theil des Skelettes sich bildet, welcher von einem Sklerozon bestrichen wird, aus demselben Segment stamme, wie das zu diesem Sklerozon gehörige Myomer. Daraus folgt aber nicht, dass nun auch das gesammte Mesenchym je einer Segmentirung unterbreitet gewesen sei, eine wirkliche Metamerie besaß. Die mesen-



chymatöse Extremitätensprosse stellt dann auch beim Menschen, bevor sie mantelartig von den Myotomsprossen umwachsen ist, eine einheitliche Masse dar. Die Sklerozonie erscheint als ein sekundäres Gepräge und rührt vom segmentirten Muskelsystem her, welches bereits zur Zeit der segmentalen Anordnung mit der mesenchymatösen Unterlage engere Verbindung eingeht, und während der Zeit seiner Differenzirung den früh gewonnenen Verband mit dem Skelette selbst nicht mehr abändert.

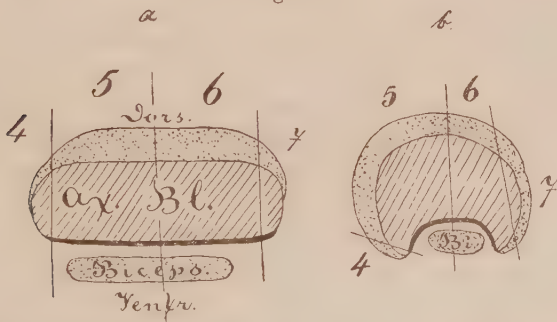
Die vielfachen Erscheinungen, welche mit der Sklerozonie zusammenhängen und früher für andere Gebiete des Skelettmuskelsystems dargelegt sind, sollen nun auch für den Humerus dargelegt werden.

Die Ursprungs- und Insertionsflächen eines polymeren Muskels kommen in diejenigen Sklerozone zu liegen, welche zu den Myomeren, woraus der Muskel sich bildet, gehören. Es ist demnach nothwendig, dass zwischen der Verlaufsweise der Sklerozonen sowohl über die Ursprungs- als auch über die Insertionsflächen eine vollkommene Übereinstimmung besteht. Differenzirte sich z. B. ein Muskel aus dem 5. und 6. Myomere, so müssen die Muskelbündel, deren Urprung an der Scapula dem 5. Sklerozon zugetheilt worden ist, auch mit ihrer Insertion am Humerus in demselben Sklerozon liegen. Auf diese Weise kann man die Richtigkeit des Verlaufes der Sklerozonen an Scapula und Humerus gegenseitig prüfen, wobei dem Faserverlauf des Muskels Rechnung getragen sein muss. Der Pectoralis major z. B. bildete sich aus dem 5. bis 7. Myomere. Nun habe ich früher schon in Übereinstimmung mit EISLER und HERRINGHAM darauf hingewiesen, dass das Material des 7. Myomers nur im distalen Theil des Muskels sich vorfinde. In der Portio clavicularis finden sich nur Elemente des 5. und 6. Myomers, in der Portio sterno-costalis solche des 6. und 7., eventuell auch des 8. Myomers. Das eigenthümliche Verhalten des Bündelverlaufes im Pectoralis ist bekannt. Die Portio clavicularis des Pectoralis major kommt an eine laterale Zone der Insertionsfläche zur Anheftung, die Portio sterno-costalis indessen derartig, dass die meist distal entspringenden Bündel sich am meisten medial und proximal inseriren. Es sind diejenigen Bündel, welche den Suleus intertubercularis oftmals nicht überbrücken und an der medialen Lefze dieses Suleus, oder an der medialen Membrana intermuscularis zum Ansatz kommen. In Übereinstimmung mit den Innervations- und Strukturverhältnissen ist nun auch die Insertionsfläche des Pectoralis major auf die Sklerozonen derartig vertheilt, dass die meist laterale Zone dem 5., die meist mediale dem 7. Skle-

rozon zufällt. Auch für die anderen Muskeln kann diese Übereinstimmung nachgewiesen werden.

Auf Grund der Sklerozonie bildet sich der Humerus aus dem Mesenchym des 5. 4.) bis 8. cervicalen Myomers. Der Umstand, dass am proximalen Theile des Knochens keine ventrale Muskulatur zum Ansatz kommt, dieser Theil vielmehr ganz von dorsalen Muskeln umfasst wird, setzt uns in den Stand, unsere Auffassungen von der Art dieser Anlage etwas genauer anzugeben. Die Ursache, warum an genannter Stelle keine ventrale Muskulatur sich festsetzt, wird ohne Untersuchung niederer Formen und daran sich anknüpfende Vergleichung wohl nur schwer zu entschleiern sein. Man darf aber nichtsdestoweniger aus dem Befunde beim Menschen die Auffassung entnehmen, dass der proximale Theil des Humerus nur aus der dorsalen Masse des dort befindlichen axialen Blastems sich entwickelt habe. Da keine ventrale Muskeln am proximalen Humerusabschnitte zum Ansatz kommen, wurde wohl auch die ventrale Masse des axialen Blastems in den Ossifikationsprocess nicht hineinbezogen. Denn man darf wohl behaupten, dass die Insertion kontraktile Elemente dem axialen Blastem den formativen Reiz verleihe, welche die höhere histogenetische Differenzirung nöthig hat. Der einzige ventrale Muskel, welcher proximal am Humerus sich befindet, ist der lange Bicepskopf. Das vom 5. und 6. cervicalen

Fig. 3.



Schematische Darstellung der Entstehung des Sulcus bicipitalis und der Einschränkung des Ventroplanum an ihm. Die um letzteres und um das Dorsoplanum lagernde Muskulatur ist durch die punktirten Flächen angegeben.

Myomer herstammende Material dieses Muskels befindet sich am proximalen Humerusabschnitte vor der ventralen Fläche des axialen Blastems, ohne Verbindung damit einzugehen. Die ursprüngliche ventrale Fläche des axialen Blastems werden wir also im Grunde

des Sulcus bicipitalis wiederzufinden haben. Der Bicepskanal kann als der Ausdruck gelten, dass die ventrale Masse des axialen Blastems sich nicht differenziert hat. Fig. 3 erläutert uns die Entstehungsweise des Sulcus bicipitalis. Das stark sich entwickelnde Skeletmaterial, welches aus dem dorsalen Axialblastem Ursprung nahm, umgreift, da die ventrale Blastemmasse sich nicht entwickelt, allmählich die sich differenzierende Sehne des langen Bicepskopfes und bildet auf diese Weise die knöcherne Halbrinne. Es wird der Sulcus intertubercularis also nicht allein unter mechanischen Einflüssen als eine Einschnürung des Skelets durch die Sehne des Caput longum zu Stande gekommen sein; es ist vielmehr anzunehmen, dass die unter der Sehne gelegenen Gewebsmassen keine Entwicklung genommen haben. Wir haben also den proximalen Theil des Humerus zu betrachten als ein Produkt von einem dorsal gelagert gewesenen Wachsthumscentrum, während die Ventralmasse des axialen Blastems an dieser Stelle histogenetisch nicht weiter differenziert ist. An geeigneter Stelle soll für diese Annahme ein weiterer Grund angeführt werden.

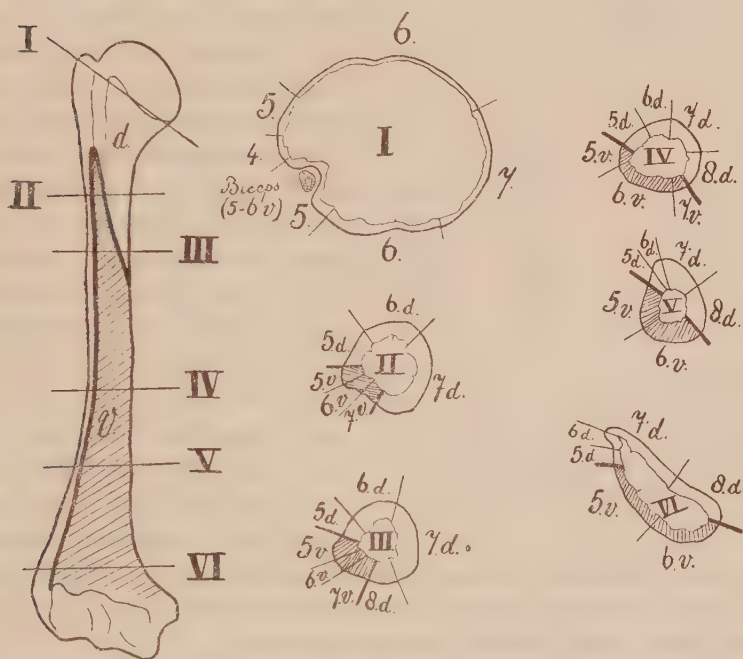
Der Sklerozonenverlauf am Femur weicht von jenem über den Humerus in zwei Punkten ab, wodurch das Verhalten am Humerus sich complicirter erweist, als am Oberschenkel. Erstens ist der Umstand zu erwähnen, dass am proximalen Theil des Humerus keine ventrale Muskulatur sich anheftet. Hierdurch ist das aus den Ventralabschnitten der gesamten Sklerozone hergestellte Ventroplanum von diesem Theil des Humerus ausgeschlossen. Derartige kommt am Femur nicht vor. Die ganze Länge dieses Knochens wird an der einen Seite zur Insertion ventraler Muskeln benutzt. Der Übergang der ventralen Abschnitte der Sklerozonen in die dorsalen findet aus diesem Grunde beim Femur am Gelenkkopfe und oberen Rande des Trochanter major statt (l. c. Fig. 4). Bei dem Humerus indessen findet sich die proximale Übergangslinie des Dorso- in das Ventroplanum an der vorderen Fläche, etwa am Ende des proximalen Drittels. Die dorsalen Abschnitte der Sklerozonen verlaufen daher von hier aus über den Kopf des Oberarms hinweg zur Hinterfläche des Knochens. Hieraus folgt, dass man bei Querdurchschnitten im proximalen Theile des Humerus jene dorsalen Abschnitte der Sklerozonen zweimal in der Cirkumferenz des Knochens treffen muss, was aus der Fig. 4 I hervorgeht.

Der zweite Umstand complicirter Art tritt in dem eigenthümlich tordirten Verlaufe der Sklerozonen über die Oberfläche des

Humerus hervor. Am Femur verlief die Längsachse der Sklerozonen beinahe parallel der Längsachse des Knochens; am Humerus besitzt die Längsachse einen mehr oder weniger torquirten Charakter. Dieses führt die Fig. 5 vor Augen. Hier sind die Sklerozonen einzeln in ihrer ganzen Ausdehnung, etwa so wie sie auf der Humerusoberfläche verlaufen, dargestellt. Man erkennt, dass besonders das 7. und 8. Sklerozon die erwähnte eigenthümliche Drehung besitzen.

Und doch — trotz dieser Komplirungen zeigen die auf Fig. 4 gegebenen Durchschnittsbilder des Humerus, dass die Sklerozonen

Fig. 4.



Sechs Querdurchschnitte durch einen rechten Oberarm (I—VI) in verschiedener Höhe, welche am Humerus in der Längsansicht angegeben sind. Es kommt die Lage des dunkel gehaltenen Ventroplanum zum hellen Dorsoplanum, sowie die Lage des 4.—6. cervicalen Sklerozons zur Anschauung.

regelmäßig zu einander angelagert sind. An der Grenze von Ventro- und Dorsoplanum sieht man den dorsalen und ventralen Theil des meist proximalen Sklerozons in unmittelbarer Berührung. Der ventrale Abschnitt des 6. Sklerozons ist vom dorsalen Abschnitte durch das ganze 5. Sklerozon abgetrennt etc. (Man vergleiche zum richtigen Verständnis dieses Verhaltens besonders Fig. 11 des Aufsatzes im Morph. Jahrb. Bd. XXII.)



Die Membranae intermusculares sind früher als jene Theile des axialen Blastems von mir gedeutet, welche in mesenchymatösem Zustand verharren. Auf Grund dieser Auffassung wird das Vorhandensein der Membrana intermuscularis medialis am Oberarm verständlich. Die

Fig. 5.



Verlaufsweise der 5-8 Sklerozone über die vordere und hintere Fläche des Humerus. Die Sklerozonen sind einzeln in ihrer ganzen räumlichen Ausdehnung dargestellt, um die verschiedene Torsion an ihnen zur Anschauung zu bringen. Die punktierte Linie stellt die Grenze zwischen Dorso- und Ventroplanum dar.

Membran beginnt proximal ungefähr in der Höhe des Schnittes III der Fig. 4, um abwärts bis unter den Schnitt VI sich auszustrecken. Betrachtet man den Schnitt II, so erkennt man, dass der dorsale und ventrale Theil des 7. Sklerozons an einander grenzen. Auf den folgenden Schnitten III—VI aber stößt an korrespondirender Stelle der dorsale Abschnitt des 8. Sklerozons an die ventralen Abschnitte des 7. oder 6. Sklerozons. An demjenigen Ventraltheile des axialen Blastems, über welchen das 7. und 8. Myomer hinwegzogen, ist also

keine Muskulatur zur Anheftung gekommen, so dass der Reiz zur weiteren Differenzierung ausblieb. Das axiale Blastem blieb an dieser Stelle dem

entsprechend mesenchymatös. Ausnahmsweise tritt an solchen Stellen noch eine Verknöcherung auf, welche die Veranlassung zur Entstehung eines Processus supracondyloideus ist.

Die Querschnittsbilder der Fig. 4 und die Darstellung der räumlichen Ausdehnung der Sklerozonen auf Fig. 5 setzen uns in den Stand, über die Genese des Humerus Aufschluss zu empfangen und insbesondere die viel behandelte Frage der Humerustorsion auch von unserem Standpunkte zu beleuchten.

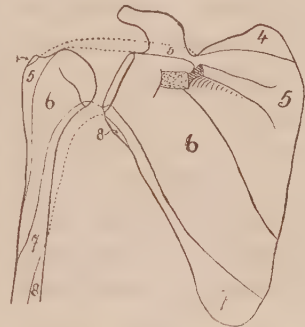
Der Querschnitt I der Fig. 4 ist desshalb wichtig, weil derselbe, nahe dem Schultergürtel entnommen, den direkten Verband zwischen der Sklerozonie der Scapula und derjenigen des Humerus zeigt. Der proximale Theil des Humerus fällt dem Dorsoplanum ganz zu. Der Gelenkkopf ist also ein durchaus dorsales Gebilde und ist, wie

ebenfalls aus der Fig. 1 zu ersehen ist, im Mesenchym des 5.—7. Halssegmentes angelegt. Die Protuberanz der ersten Facette des Tuberculum majus ragte in das 4. Segment hinein. Dieser Umstand stimmt mit demjenigen an der Gelenkpfanne der Scapula überein. Auch diese fällt ganz in den Dorsalabschnitt des Schultergürtels; sie wird ebenfalls vom 5.—7. Sklerozon bestrichen (cf. l. c. Fig. 12 etc.). Der dorsale Charakter des Gelenkkopfes, welcher auf Grund der Sklerozonie erschlossen wird, findet eine Bestätigung durch die Lagerung der Gelenkpfanne der Scapula. Stellt doch die Scapula den dorsalen Theil, das Coracoid aber den ventralen Theil des Schultergürtels vor. Das Schultergelenk stellt sich in dieser Hinsicht in einen Gegensatz zum Hüftgelenk, da letzteres gerade auf der Grenze zwischen dorsalen und ventralen Theilen des Beckengürtels sich entwickelt hat, wodurch ventrale und dorsale Knochenheile an der Bildung des Acetabulum gleichen Antheil nehmen (cf. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 2).

Über den regelmäßigen, kontinuierlichen Übergang der Sklerozone von der Scapula auf den Humeruskopf orientirt die Fig. 6.

In distalen Querschnitten durch den Humerus wird Dorso- und Ventroplanum getroffen (Fig. 4, II—VI). Trotz hervorgehobener Komplikationen lagern die Sklerozonen doch regelmäßig zu einander. Man erkennt aber, dass die Cirkumferenz des Knochens in sehr ungleicher Weise von den einzelnen Sklerozonen in Anspruch genommen sind. Im ventralen Abschnitte erstrecken sich proximal die Sklerozonen des 5.—7. Myomers, distal befinden sich an der Diaphyse nur jene des 5. und 6. Myomers. Im dorsalen Abschnitte finden sich die Sklerozonen des 5.—8. Myomers allerdings in sehr wechselnder Ausbreitung. Auf dem Querschnitte II, III, IV sind diese ziemlich gleichmäßig über die Cirkumferenz vertheilt. Auf dem Schnitte V und VI waltet ein Übergewicht des 7. und 8. Sklerozons vor, während das 5. und 6. auf einen schmalen Streifen beschränkt sind. Es geht hieraus hervor, dass im Inneren des Humerus ganz eigenthümliche Wachsthumsvorgänge sich abgespielt haben müssen. Diese ergeben sich in genauerer Weise auf Grund der Auffassung,

Fig. 6.

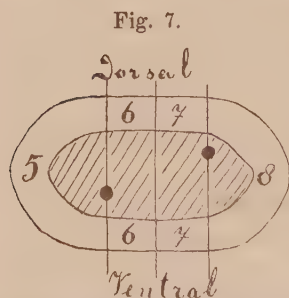


Schema des Verlaufes des 4—S, cervicalen Sklerozons über Scapula und Humerus.

dass das Knochengewebe, an welchem die Derivate eines Myomers sich festheften, auch zu denjenigen Theilen der mesenchymatösen Matrix Beziehungen hat, über welche das betreffende Myomer sich ausstreckte.

An der Bildung der proximalen Abschnitte der Diaphysen war das Mesenchym sämtlicher Segmente nahezu gleich beteiligt. Der distale Theil der Diaphyse wird aber an der Vorderfläche fast ganz vom ventralen Abschnitte des 5. und 6. Sklerozons, an der hinteren Skeletfläche vom dorsalen Abschnitte des 7. und 8. Sklerozons eingenommen. Ich schließe hieraus, dass das Knochengewebe an der Vorderfläche des distalen Diaphysenendes aus jenem Theile des axialen Blastems sich entwickelt habe, an welchem die ventralen Elemente des 5. und 6. Myomers sich festhefteten, dass der entsprechende Theil der Hinterfläche zur Matrix den Theil des Mesenchyms gehabt habe, mit welchem dorsale Elemente des 7. und 8. Myomers in frühe Beziehung traten. Es bestanden also bei der Bildung des Distalendes der Humerusdiaphyse zwei Wachsthumscentren, von denen das eine ventral in der Höhe des 5. und 6., das

andere dorsal im Bereich des 7. und 8. Myomers gelagert war. Die Fig. 7 veranschaulicht die Lage der beiden Wachsthumscentren. Es erhebt sich die Frage, ob ein Connex bestehe zwischen der eigenthümlichen Lagerung beider einander schräg gegenüber gestellter Wachsthumscentren zwischen der schrägen Stellung der Querachse des distalen Diaphysenendes, im Vergleiche mit der Achsenstellung am proximalen Abschnitte und zwischen der stattgehabten Torsion des Humerus? Auf Grund des Sklerozonenverlaufes muss ich mich



Schema zur Veranschaulichung der Lage der beiden Wachsthumscentren im axialen Blastem des Distalabschnittes der Humerusdiaphyse.

auf Seite der Autoren stellen, welche den Humerus als einen torquierten Knochen auffassen. Über die Art dieser Torsion habe ich, ebenfalls auf Grund der Sklerozonic, eine eigenartige, bisher nicht vertretene Ansicht mir bilden können.

Die Frage, um welche Achse die Humerustorsion stattgefunden habe, ist bisher nicht erörtert worden. Bisher war, ohne weitere Prüfung darüber angestellt zu haben, die Ansicht die geltende, dass die Torsionsachse identisch mit der Humerusachse war. Dies geht daraus hervor, dass die Autoren, welche mit der Torsionstheorie

sich einverstanden erklären, das Gegentheil nicht behaupten, und dass die Gegner der Torsionstheorie (z. B. ALBRECHT, HOLL) bei dem angewendeten Verfahren des Decalcinirens und des Retordirens des Knochens, stillschweigend die Identität von Diaphysen- und Torsionsachse annehmen. Die Sklerozonie des Humerus mahnt vor der Annahme der vorgeführten Identität. Es fällt bei der Betrachtung der auf Fig. 5 gegebenen bildlichen Darstellung von den räumlich ausgedehnten Sklerozonen auf, dass der spiralige Verlauf in gleichem Maße durchaus nicht alle Sklerozonen auszeichnet. Das Sklerozon des meist proximalen 5. Myomers giebt diese Erscheinung fast gar nicht kund. Es streckt sich in seiner ganzen Länge über die Lateralfläche des Humerus aus, und die Achse desselben verläuft fast parallel der Humerusachse. Das zum 6. cervicalen Myomer gehörende Sklerozon indessen dreht sich im Verlaufe über die Humerusoberfläche deutlich spiralförmig um die Humerusachse. Der ventrale Abschnitt beginnt distal an der Ulnarseite der Diaphyse, verläuft dann aufwärts, erst unter Verschmälerung und darauffolgender Verbreiterung, ohne hier jedoch die parallele Lage zur Humerusachse aufzugeben (Fig. 1 und 2). An der hinteren Fläche des Humerus tritt aber der spiralförmige Verlauf sehr deutlich hervor, da die proximal in der Mitte sich findende Lage distalwärts sich allmählich in eine exquisit laterale umändert. Hiernach beugt das Sklerozon wieder aufs Neue auf die vordere Fläche des Humerus um.

Schärfer noch tritt der spiralige Verlauf am 7. Sklerozon zu Tage, am schärfsten aber an dem meist distalen Sklerozon, welches zum 8. cervicalen Myomer gehört. Obgleich dieses nur über eine beschränkte Länge des Humerus und außerdem nur mit einem dorsalen Abschnitte sich ausdehnt, so zeigt dieses Sklerozon doch eine ausgesprochen spiralige Drehung.

Wir sehen also, dass die mehr distal befindlichen Sklerozonen einer immer stärkeren Spiraldrehung unterliegen als die proximalen. Diese Thatsache ermöglicht es, die Art der Torsion etwas genauer zu ergründen. Es geht zunächst aus jenem Thatbestande hervor, dass der ursprünglich proximale Rand des Humerus, das ist jener, längs welchem das 5. Myomer zur Anheftung kam, nicht torquirt ist, dass andererseits der primitive distale Rand des Humerus, an welchem das 8. cervicale Myomer sich festgeheftet hat, eine starke Drehung erfahren hat. Es ist leicht, den primitiven proximalen Rand der Humerusanlage am Knochen des Erwachsenen wieder aufzufinden. Die Scheidungslinie zwischen der Insertion der dorsalen und ven-



tralen Elemente des 5. cervicalen Myomers giebt den primitiven proximalen Rand an; diese Scheidungslinie stellt die äußere Grenze des Ventroplanum dar. In proximaler Richtung muss man diese Linie sich fortgesetzt denken bis zur ersten Facette des Tuberculum majus, an welcher die Elemente des 4. Myomers sich festheften. Der erwähnte Rand wird also durch eine Linie angegeben, welche an der oberen Facette des Tuberculum majus beginnt und zum lateralen Rande der Eminentia capitata sich begiebt. Der primitive proximale Rand der Humerusanlage ist also mit der lateralen Kante des erwachsenen Humerus identisch; er findet sich ein wenig medial von der lateralen Humeruskante. In geradem Verlaufe längs beider Seiten dieser Linie erstreckt sich das Sklerozon des 5. cervicalen Myomers. Es findet sich im Bereiche dieser Linie keine Andeutung von spiralförmig verlaufenden Leisten auf der Humerusoberfläche. Solche Leisten befinden sich aber besonders an jenen Theilen der Humerusoberfläche, über welchen die beiden distalen Sklerozonen, das 7. und 8., sich ausdehnen. Die Richtung dieser Leisten fällt mit dem torquirten Verlauf beider Sklerozonen zusammen.

Auf Grund des Vorhergehenden darf die Sklerozonie des Humerus als eine neue Stütze der Torsionstheorie angeführt werden. Ferner muss diese Torsion, wie es auch GEGENBAUR gethan hat (Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. IV. 1868), auf Wachsthumsvorgänge im Humerusgewebe zurückgeführt werden. Drittens geht aber auf Grund unserer Befunde hervor, dass die Torsionsachse nicht mit der Humerusachse zusammenfällt. Wäre das der Fall, so müsste auch das fünfte Sklerozon einen spiralgig gedrehten Verlauf erlangt haben. Die Torsion hat um eine excentrische Achse stattgefunden, welche nahezu mit dem primitiven proximalen Rande der Humerusanlage zusammenfällt.

Ich schließe mich nach dem Vorhergehenden den Vertretern der Torsionstheorie des Humerus an, kann aber C. GEGENBAUR darin nicht beipflichten, dass die Torsion so groß gewesen sei, dass die primitive vordere Fläche zur hinteren, und die hintere Fläche zur vorderen sich umgestaltet haben. Gegen diese Auffassung sind einige Einwände zu erheben. Sollte nämlich das Ventroplanum, d. h. die primitive ventrale Fläche der Skeletanlage, so torquirt worden sein, dass man es an der hinteren Fläche des Distalabschnittes des erwachsenen Humerus wiederfände, so müsste der distale Abschnitt in Hinsicht auf den proximalen Abschnitt des Humerus um  $100^{\circ}$  sich gedreht haben. Dieses kann, wie die Fig. 8 zeigt, kaum der Fall

gewesen sein. Wir finden auf der Figur eine Reihe von Querschnitten des Humerus in ihrer natürlichen gegenseitigen Lagerung bildlich wiedergegeben. An den Kontourbildern ist je die Ausdehnung des Ventroplanum angegeben worden. Da die Schnittbilder, sowie die in sie eingezeichneten Strecken des Ventroplanum in ihrer natürlichen Lagerung zur Achse des Humerus sich befinden, so ist aus der Figur zu entnehmen, dass das Ventroplanum in distaler Richtung wohl eine mehr mediale Lagerung als proximal einnimmt, dass die Drehung aber keineswegs um  $180^\circ$  erfolgt ist.

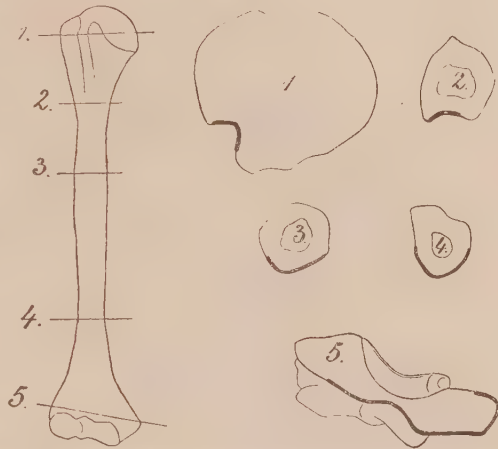
Nach der GEGENBAUR'schen Auffassung sollte fernerhin der primitive orale Rand der Humerusanlage — also jener Theil längs dessen das fünfte Myomer sich

festgeheftet hat, — wenn er am Humerus des Erwachsenen proximal an der lateralen Seite gelagert war, distal an der medialen Seite wieder zu finden sein. Dies trifft nun in so fern nicht zu, als der primitive orale Rand in ganzer Ausdehnung sich nahezu geradlinig erstreckt und den lateralen Rand des Humerus einnimmt.

Meiner Auffassung zufolge hat am Humerus wohl eine Torsion des distalen Endes nach innen stattgefunden, jedoch in der Art, dass der Torsionspunkt etwa in den lateralen Epicondylus fällt. Die primitive ventrale Fläche kam dadurch ventromedial zu liegen. — Fig. 9 veranschaulicht diese Auffassung.

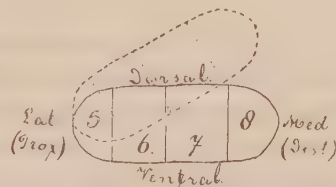
Von der Voraussetzung ausgehend, dass eine aktive Verschiebung

Fig. 8.



Am ganzen Skelette sind durch 1–5 die Stellen angegeben, von welchen die Querschnittsbilder 1–5 entnommen sind. Letztere sind gegen einander in ihrer natürlichen Stellung gezeichnet, um die Drehung des Ventroplanum um die Längsachse anzugeben.

Fig. 9.

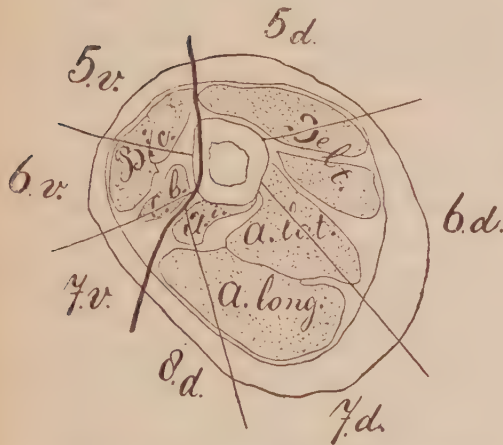


Schema zur Veranschaulichung der Drehung des distalen Humerusendes um eine laterale Achse.



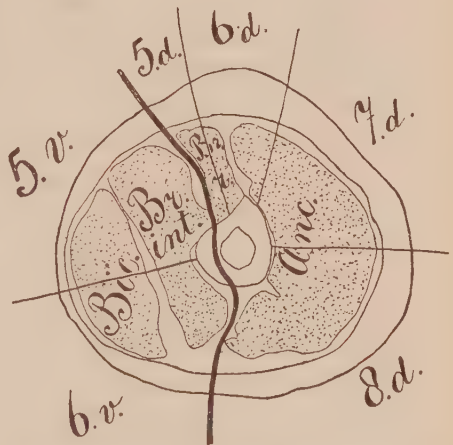
regelmäßig geblieben ist, als dies von den ursprünglichen Ligg. intermuscularia gilt (s. Morph. Jahrb., Bd. XXII, pag. 370, Fig. 11). Durch die im Schultergelenk stattgefundenen Deviationen könnten große Schwierigkeiten in der Bestimmung der Scheidungslinien in Fig. 10 entstehen. Bei der Rekonstruktion der Segmentation in jenem Durchschnitte habe ich das von EISLER und mir bestätigte HERRINGHAM'sche Gesetz zu Hilfe genommen, dass nämlich an den polymeren Muskeln im Proximaltheile die proximalen, im Distaltheile die distalen Myomere sich wiederfinden. Der Verlauf der Scheidungslinien in Fig. 10 ist mit diesem Gesetze in voller Übereinstimmung. EISLER

Fig. 11.



Querschnitt durch den proximalen Abschnitt des Humerus (nach Pansch). Die eingefügten Linien bedeuten dasselbe wie auf Fig. 10.

Fig. 12.



Querschnitt durch den distalen Humerustheil (nach Pansch). Über die Bedeutung der eingefügten Linien vergleiche Fig. 10.

hat die von mir angenommene strengste Korrelation zwischen Muskeln und Skelet der Extremität ebenfalls im Wesentlichen acceptirt und in Anwendung der von mir am Beckengürtel angegebenen Methode den Verlauf der Sklerozonen über die Scapula bestimmt (EISLER, Die Homologie der Extremitäten). Der Autor hat auf Grund hiervon die Form der eben angelegten Scapula konstruirt. Wennschon ich mit EISLER's Grundanschauung hinsichtlich dieser Rekonstruktion vollkommen übereinstimme, so kann ich mich doch mit des Autors spezieller Auseinandersetzung nicht einverstanden erklären. Die Sklerozonie, welche EISLER uns von der Scapula vorführt, weicht bezüglich des Coracoids von der durch mich gegebenen ab. Ich bin, auf



Grund der Entstehungsweise der *Crista scapulae*, des Akromion und der *Clavicula* der Meinung, dass die Sklerozonen der *Scapula* direkt über dem Akromion auf die *Clavicula* sich fortsetzen, dass das Coracoïd aber ein eigenes System von Sklerozonen besitze, welche nur an der Wurzel des Coracoïds vermittels des fünften und sechsten cervicalen Sklerozons mit dem System der *Scapula* zusammenhängen (vgl. *Morph. Jahrb.*, Bd. XXII, pag. 373, Fig. 12 ss. qq.). Abgesehen davon, dass die durch mich rekonstruierte Urform vom Schultergürtel von derjenigen von EISLER gegebenen deshalb abweichen muss, so habe ich gegen die Rekonstruktion des letzteren (l. c., pag. 53, Fig. 8) noch einige Bedenken. EISLER lässt die ganze Ventralportion des Schultergürtels nur durch den kleinen, die Coracoïdanlage darstellenden Fortsatz dargestellt sein, durch welchen, wie der Autor sagt: »die ventrale Mittellinie nicht erreicht« wird. Diese Auffassung ist durch Thatsachen nicht zu befestigen, denn die Sklerozonie kann uns nur Aufschluss geben über die intersegmentalen und über die proximo-distalen Grenzverhältnisse der Urform des Schultergürtelabschnittes, indessen wir keine Andeutungen über die dorso-ventrale Ausdehnung erhalten. Und ob die erste Anlage des Coracoïds die Ventrallinie erreiche oder nicht, lässt sich aus der Sklerozonie nicht ablesen. Wir sind nur im Stande anzugeben, dass das Coracoïd, da nur ventrale Muskeln sich an ihm festheften, im Ventraltheile der Segmente sich anlegte, wobei die Innervation der an ihm inserirenden Muskeln genauere Auskunft darüber ertheilt, in welchen Segmenten diese Anlage stattgefunden habe.

Auch gegen die Ausdehnung in proximo-distaler Richtung der von EISLER gegebenen Coracoïdanlage habe ich Bedenken vorzubringen. EISLER hätte, wie ich meine, die Innervation des *M. pectoralis minor* nicht vernachlässigen dürfen. Dieser Muskel stammt nämlich, wie der Autor selbst auf pag. 97 seiner Abhandlung angiebt, vom 7. und 8. cervicalen Myomer her. Bei meinem Individuum war der Muskel ein Derivat des 7. bis 9. Myomers, was mit den HERRINGHAM'schen Angaben übereinstimmt. Nach EISLER's Angabe selbst müsste die Coracoïdanlage sich also bis in das 8. cervicale Segment erstreckt haben, und nicht nur auf eine kleine Strecke des 7. Segmentes beschränkt bleiben. Bildete sich der Muskel aber, wie bei dem von mir untersuchten Individuum auch aus dem Materiale des 9. Myomers, so muss auch die Anlage im 8. und im 9. Segment erfolgt sein. — Bei reiflicher Überlegung ist also, wie ich meine, die von EISLER behauptete Reduktion der An-

lage des Ventraltheiles des Schultergürtels, wenigstens in proximo-distaler segmentaler Richtung, nicht aufrecht zu erhalten.

Es ist im Gegentheile die Aufmerksamkeit darauf zu lenken, dass ein Gegensatz bestehe zwischen der relativ ausgedehnten Anlage des Coracoïd und der späterhin so geringen Entfaltung dieses Skelettheiles. Gerade in der Coracoïdanlage ist ein sehr instructives Beispiel gegeben, welches zeigt, dass die Sklerozonie uns Hilfe leisten kann, sobald es gilt, Aufschlüsse darüber zu erlangen, in welchem Maße frühe ontogenetische Entwicklungsstufen am Skelette phyletisch ältere Zustände rekapituliren. Die durch die Sklerozonie zu Tage tretende, sehr ausgedehnte Anlage des Coracoïd in proximo-distaler Richtung ist ein Hinweis auf Formen in der menschlichen Ahnenreihe, bei denen das Coracoïd eine ansehnliche Entfaltung besaß. Die phyletische darauf gefolgte Reduktion dieses Skelettheiles rekapitulirt sich ontogenetisch durch die geringe Entwicklung dieser Anlage.

Ich sehe hier von einer Rekonstruktion der Urform des Schultergürtels ab, und unterlasse es, die Beziehungen des Verlaufes der Nerven zum Skelette an dieser Stelle zu besprechen, was früher für den Beckengürtel geschehen ist. Bei dem Schultergürtel stößt man — will man die Urform etc. rekonstruiren, auf größere Schwierigkeiten, als dies bei dem Beckengürtel der Fall gewesen ist. Es ist mir noch nicht gelungen, einen klaren Einblick in die betreffenden Verhältnisse zu bekommen, und ich bin der Meinung, dass erst niedere Formen bezüglich der Beziehungen zwischen Muskeln, Nervenverlauf und Skeletanlage am Schultergürtel genauer untersucht werden müssen, bevor wir einen klaren Einblick über die complicirten Zustände bei höheren Formen erhalten können.

---

# Zur vergleichenden Anatomie der Unterarmarterien, speciell des Arcus volaris sublimis.

Von

**Ernst Schwalbe.**

---

Mit Tafel XXVI und XXVII.

---

In einer Arbeit unter dem Titel »Die Varietäten der menschlichen Arteria mediana in ihrer atavistischen Bedeutung« (27) habe ich bereits die Befunde der Unterarmarterien einiger Thiere beschrieben. Ich durfte mich für den Zweck, den ich bei der erwähnten Arbeit im Auge hatte, auf die Anführung einiger Befunde beschränken, welche zur Erläuterung der menschlichen Varietäten dienten, und konnte im Übrigen auf die Arbeit von E. ZUCKERKANDL (31) verweisen. In der folgenden Erörterung möchte ich es nun unternehmen, meine Befunde bei Beuteltieren, Carnivoren und Halbaffen zu schildern. Ich werde dabei die schon vorhandene Litteratur in angemessener Weise berücksichtigen, um ein möglichst vollständiges Bild der Unterarmarterien der betreffenden Thierklassen zu geben. Ich werde auch kurz einige Befunde der Oberarmarterien beschreiben, ohne jedoch später vergleichend auf dieselben einzugehen.

Zwei Punkte scheinen der Rechtfertigung zu bedürfen. Erstens, warum ich eine solche Veröffentlichung nach dem Erscheinen der ZUCKERKANDL'schen Arbeit noch unternehme; zum zweiten, warum ich nicht, wenn ich eine vergleichend-anatomische Studie der Unterarmarterien durchführen will, zum mindesten alle Säugethierklassen berücksichtige.

Was den ersten Punkt betrifft, so gebe ich zu, dass es gewagt erscheinen mag, nach einer solch umfassenden Arbeit, wie die

ZUCKERKANDL'sche, über dasselbe Thema zu schreiben. — Zunächst muss ich bemerken, dass ein großer Theil der Resultate meiner Arbeit schon zu der Zeit gewonnen war, als die ZUCKERKANDL'sche Abhandlung im Druck erschien. Ich bin also auf gleiche Resultate wie ZUCKERKANDL ganz unabhängig von ihm gekommen. So dürfte auch der Theil meiner Arbeit, welcher nur die ZUCKERKANDL'schen Resultate bestätigt, im Interesse der Sache nicht unerwünscht sein. — Andererseits ist es natürlich, dass ich zum Theil andere Thiere untersucht habe und auch einiges Andere gesehen als ZUCKERKANDL, das zur Ergänzung dienen kann. Auch muss die Anordnung der Beschreibung, der Grad der Wichtigkeit, der den einzelnen Befunden beigelegt wird, je nach dem Gesichtspunkt, dem ein Jeder in seiner Beweisführung folgt, etwas verschieden sein. In wie fern sich meine Arbeit in dieser Hinsicht von ZUCKERKANDL's Arbeit unterscheidet, muss aus ihr selbst klar werden. Ich bin auch gerade bei meinen neuesten Untersuchungen, die ich nach der Niederschrift meiner ersten Arbeit angestellt habe, auf einige höchst wichtige, vermittelnde Befunde gestoßen, die manches Neue bringen dürften.

So hoffe ich, wird man die Veröffentlichung gerechtfertigt finden, und ich komme zur Beantwortung der anderen Frage, warum ich nur diese drei Thierklassen beschreiben will. Zunächst halte ich selbst die Untersuchungen, die von mir über die zu behandelnden Fragen angestellt sind, keineswegs für abschließend. Dann aber hatte ich vor Allem die Absicht, das Verständnis der menschlichen Varietäten durch meine Arbeit zu fördern. Hierzu scheinen mir nun die angeführten drei Thierklassen besonders wichtig. Die Beuteltiere sind dadurch ausgezeichnet, dass sie nach den Monotremen — die mir zur Untersuchung nicht zur Verfügung standen — in sehr vielen Beziehungen den primitivsten Zustand der Säugethiere ausdrücken. Die Carnivoren entwickeln in vieler Beziehung die Beuteltierzustände weiter, wie es ja auch wohl sicher ist, dass sie beuteltragende Vorfahren besessen haben (19). Daneben aber zeigen sie auch eine interessante einseitige Entwicklung. Die Prosimier endlich erscheinen als unmittelbare Vorläufer der Affen und des Menschen und lassen sich andererseits oft unmittelbar an die Beuteltiere anknüpfen. Auch aus der folgenden Arbeit wird hervorgehen, dass die angeführten Thierklassen zum Verständnis der menschlichen Varietäten ausreichen, und dass sich in mancher Beziehung eine Entwicklungsreihe aufstellen lässt, die von den Beuteltieren durch Carnivoren und besonders Halbaffen zu höheren Formen überleitet.



Durch die Veröffentlichung dieser Thierbefunde sollen die schon in meiner ersten Arbeit enthaltenen Resultate noch besser begründet und vertieft werden.

Ich will zunächst auf die Litteratur über die zu behandelnden Gebiete im Allgemeinen eingehen, ich werde bei jeder einzelnen Klasse die Speciallitteratur noch genauer berücksichtigen.

In den Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie findet man wenig über unser Thema. Meist wird den Arterien des Armes nur ein kleiner Abschnitt von einigen Zeilen gewidmet, und es liegt in der Natur der Sache, dass diese kurzen Angaben den Stoff wenig erschöpfen und nur für wenige Thiere zutreffen. In dem neuesten Buch von WIEDERSHEIM (30) z. B. ist ganz allgemein gesagt, dass »die Brachialis in Radialis und Ulnaris zerfällt, aus welchen in der Vola manus der Primaten der hohe und tiefe Hohlhandbogen, sowie die Fingerarterien hervorgehen«. GEGENBAUR (11) giebt nur den Ursprung der Arterien der vorderen Gliedmaßen aus der Aorta an. In einigen älteren Lehrbüchern finden sich Notizen über das zu behandelnde Gebiet, so bei CUVIER (6), STANNIUS (28), MECKEL (23). Doch ist diese ältere Litteratur von nicht allzugroßem Werthe, weil, wenn auch die thatsächlichen Verhältnisse richtig beobachtet wurden, die Deutung der Arterien eine falsche war, und daher durch die Beschreibung zum Theil durchaus falsche Anschauungen hervorgerufen werden. An demselben Fehler leiden auch die Einzelabhandlungen aus der älteren Zeit. HYRTL (15) war der Erste, der, um die den menschlichen Arterien homologen thierischen Gefäße zu finden, den Verlauf der Arterien mit den Nerven und ihre Lage zu der umliegenden Muskulatur berücksichtigte. Leider hat er in seinen so vorzüglichen Tafeln nur die Gefäße abgebildet, die Nerven fortgelassen. Da er aber auf diese in seinen Beschreibungen so eingehend Rücksicht nimmt, so ist dieser Mangel nicht so empfindlich. Jedenfalls gebührt HYRTL das Verdienst, zum ersten Mal die Verhältnisse der Arterien des Armes bei einer Anzahl von Thieren richtig dargestellt zu haben, wenn er auch mitunter nicht frei von Inkonssequenzen ist. — Die Angaben, welche uns in den Lehrbüchern der Anatomie der Haussäugethiere zu Gebote stehen, die vom Standpunkt des thierärztlichen Unterrichts geschrieben sind, lassen sich für unsern Zweck wenig verwerthen, da meist die menschliche Nomenklatur ohne die nöthige Kritik auf die thierischen Befunde angewandt wurde. — In neuester Zeit hat E. ZUCKERKANDL eine umfassende Arbeit über die Unterarmarterien erscheinen lassen, die ich

bereits wiederholt citirt habe. Er hat mit Nachdruck geltend gemacht, dass die Arterienbefunde nur durch gleichzeitige Berücksichtigung des Nervenverlaufs und der Lage zu den Muskeln zu verstehen sind. Er hat zum ersten Mal allgemeine Schlüsse aus einer großen Untersuchungsreihe gezogen. Er hat die Litteratur in umfassender Weise gesammelt.

Einzelheiten über die betreffende Litteratur finden sich vor den Beschreibungen der Formen der einzelnen Klassen.

### Beutelhiiere.

Überblickt man die Litteratur, welche vor der Arbeit von E. ZUCKERKANDL sich mit der Anatomie der Unterarmarterien der Beutelhiiere beschäftigt, so geht klar genug hervor, dass die älteren Autoren zwar durchaus richtig beobachtet haben, dass aber die Deutung der Arterien, die sie sahen, eine falsche war. Fand man am Unterarm zwei stärkere Arterien, so sollte stets die mehr ulnar gelegene der Ulnaris des Menschen, die radial gelegene der Radialis entsprechen. So sind die Irrthümer der älteren Autoren zu erklären. — Schon CUVIER (6) und MECKEL (23) haben durchaus richtige Beobachtungen angestellt. CUVIER sagt zwar, dass bei den Marsupialiern die A. brachialis sich in Ulnaris und Radialis theilt, deutlich genug geht aber aus der fernerer Beschreibung hervor, dass der Verlauf der »Ulnaris« des Kängurus ein ganz anderer ist, als der Verlauf der gleichnamigen Arterie beim Menschen. Um überhaupt von einer »Ulnaris« und »Radialis« reden zu können, ist CUVIER gezwungen, sogar ein Stück der Oberarmarterie noch als Ulnaris zu bezeichnen. Er beschreibt dann speciell die Arterien des RiesenKängurus, aus welcher Beschreibung deutlich hervorgeht, dass er mit »Artère cubitale« ein Gefäß bezeichnet, das den Canalis supracondyloideus durchsetzt. Es ist also klar, dass er hier den Verlauf der Brachialis schildert. MECKEL (l. c.) in seinem »System der vergleichenden Anatomie« giebt an, dass für die Säugethiere eine Theilung der Brachialis in Ulnaris und Radialis typisch sei. Die Unterschiede würden nur durch die verschiedene Höhe der Theilungsstelle gegeben. Bei den Beutlern speciell theile sich die Brachialis in der Höhe des Ellbogengelenkes. Dass MECKEL trotzdem die Lage der Arterien richtig beobachtet hat, wird durch folgende Worte, die er kurz danach ausspricht, klar: »Meistens liegen alle Gefäße ganz frei, dagegen tritt bei mehreren Thieren entweder die ganze Armpulsader

oder Ellbogenpulsader, gewöhnlich die erstere mit dem Mittelarmnerven durch das Gelenkloch des Oberarmbeines. — Namentlich gilt dies für . . . mehrere Beuteltiere, wie Didelpys, Phascolumys, Halmaturus . . .« Also hat MECKEL den Durchtritt der Brachialis durch den Canalis supracondyloideus richtig beobachtet, er ist nur unklar über die Bedeutung der Arterie, welche diesen Kanal durchsetzt, da er in manchen Fällen dieselbe schon als Ulnaris bezeichnet. — BARKOW (1) bildet die Gefäße von Halmaturus giganteus richtig ab, bezeichnet aber die Mediana falsch. — HYRTL (15) bildet die Vorderarmgefäße von Halmaturus Parii in einer Weise ab, welche zeigt, dass hier in vieler Beziehung derselbe Befund vorgelegen hat, wie bei Halmaturus ualabatus. Ich komme daher auf die HYRTL'sche Beschreibung noch einmal zurück, wenn ich die Arterien von Halmaturus ualabatus besprechen werde. Mit Recht hebt ZUCKERKANDL hervor, dass die Bezeichnungen A. ulnaris und A. radialis in der HYRTL'schen Beschreibung falsch sind, dagegen hat HYRTL die A. mediana als Hauptgefäß des Unterarmes richtig bezeichnet. Er ist also der Erste gewesen, der die Bedeutung der A. mediana als Hauptgefäß des Unterarmes richtig erkannt und beschrieben hat.

Freilich hat erst ZUCKERKANDL (32) mit Nachdruck auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht und durch weitere Untersuchungen klar gelegt, dass die Mediana als Hauptgefäß des Unterarmes bei den Beuteltieren allgemein verbreitet ist. Er untersuchte Macropus giganteus, Macropus thetidis, Phascolumys Wombat, Halmaturus Benetti. Im Nachtrag theilt er weitere Untersuchungen über Macropus Benetti und Phascolumys Wombat mit. — Ich habe in meiner ersten Arbeit eine Beschreibung der Unterarmgefäße von Halmaturus ualabatus und Phalangista gegeben. Ich werde noch die Beschreibung der Arterien von Dasyurus Mangei, sowie einige Notizen über Perameles nasuta hinzufügen, sowie meine früheren Beschreibungen durch Abbildungen erläutern. Damit diese nicht unverständlich bleiben, werde ich mit einigen Worten auch auf die bereits geschilderten Formen eingehen müssen.

### Dasyurus Mangei.

Fig. 1 und 2.

Die Medianusschlinge liegt hoch in der Achselhöhle vor der Arteria axillaris. Sehr bald gelangt jedoch der Nerv an die laterale Seite der Arterie. Arterie und Nerv gelangen in der angegebenen

Lagerung in den Sulcus bicipitalis internus. Lässt man die Mediana in situ, ohne sie abzuheben, so bemerkt man, dass ein kleines Ästchen etwa am unteren Drittel des Oberarmes abgegeben wird, welches medial quer über den Nervus ulnaris verläuft und sich am Anconaeus verzweigt. Ein feines Ästchen begleitet eine Strecke den Nervus ulnaris. Dieser Ast der Brachialis dürfte eine A. collateralis ulnaris superior darstellen (Fig. 1, 2 c.u.s.).

Es folgt etwa in der Mitte des Oberarmes ein schräg distal und medialwärts ziehender Ast, der etwas vor der Ellenbeuge den Nervus ulnaris erreicht und ihn auf seinem Wege um die Ulna begleitet. Er endet erst in den Flexoren des Unterarmes. Diesen Ast der Brachialis kann man als Collateralis ulnaris inferior betrachten (Fig. 1 c.u.i.).

An der oberen Grenze des letzten Drittels des Oberarmes wird die Radialis superficialis (*a.rad.s.*) abgegeben. Diese zieht über den Biceps hinweg in die Radialrinne. Während dieses Verlaufes giebt sie Äste zum Pronator teres und zum Biceps.

Nach hinten und radialwärts giebt die Brachialis während ihres Verlaufes am Oberarm eine mit dem Nervus radialis zur Streckseite tretende Profunda (*Pr.br.*) ab.

An dem Oberflächenpräparat (Fig. 1) bemerkt man außer Nervus ulnaris und medianus noch einen Nerven von eigenthümlichem Verlauf (*n.m.s.*). Er entspringt aus dem Winkel, der gebildet wird von dem Ulnaris und der ulnaren Wurzel des Medianus. Er zieht dann, vor der A. mediana gelagert, mit dieser bis zum Abgange der Radialis superficialis, folgt dann der Radialis superficialis, bis diese einen ulnaren Ast abgiebt. Dieser ulnare Ast der Radialis superficialis begleitet dann den einen der Endäste dieses Nerven und gelangt zu den Flexoren des Unterarmes. Der andere Endast des Nerven begiebt sich ebenfalls, jedoch etwas mehr proximal, zu den Flexoren des Unterarmes. Der eben beschriebene Nerv dürfte am ehesten mit dem N. cutaneus brachii int. major des Menschen zu homologisiren sein.

Durchschneidet man die oberflächlichen Flexoren und den Pronator teres am Unterarm (Fig. 2), so erkennt man den weiteren Verlauf der Armarterie und des Nervus medianus. Es ist kein Foramen supracondyl. vorhanden. Die Hauptarterie des Unterarmes ist eine Mediana. Unterhalb der Ellenbeuge giebt die Mediana zunächst einen ulnaren Ast ab, der zu der ulnaren Beugergruppe sich begiebt. Ein kleiner ulnarer Ast kreuzt den Nervus ulnaris. Vielleicht ist in diesem eine Andeutung der A. ulnaris zu erkennen.

Es folgt die Abgabe der Interossea. Die Interossea com-



munis theilt sich sehr bald in Interossea interna und externa, giebt jedoch vorher noch einen feinen Muskelast ab, der mit einem Nervenästchen des Medianus zu den Beugern verläuft. Die Interossea externa endet sehr bald nach Durchbohrung der Membran in der Muskulatur der Streckseite. Die Interossea interna biegt sich zum Pronator quadratus.

Die Mediana theilt sich in der Hand zur Fingerversorgung vierfach zu den Fingern 2—5.

Der Nervus medianus theilt sich unmittelbar, nachdem er von der Radialis superficialis gekreuzt wurde, in mehrere Äste. Ein Ast läuft radialwärts, wird von der Sehne des Flexor carpi rad. gekreuzt und gelangt in die Radialrinne zur A. radialis superf. Ein ulnarer Ast geht zum Pronator teres. Der mittlere Ast setzt den Hauptstamm fort, begleitet die Mediana, indem er radial von ihr liegt. Er giebt einen Interosseus int. ab, der von der gleichnamigen Arterie begleitet wird. Der Nerv. interosseus int. giebt ein kleines Ästchen zu den Flexoren, das von dem vorhin erwähnten Ästchen der Interossea begleitet wird. Eine ausgebildete A. ulnaris fehlt. — Von dorsaler Fingerversorgung konnte ich nichts nachweisen.

### *Perameles nasuta* Geoffr.

(Das Exemplar ist schlecht injicirt.)

Die Medianusschlinge liegt vor der Arterie, der ulnare Schenkel der Medianusschlinge ist links länger als rechts. Subscapularis und Circumflexa entstehen links gemeinsam, rechts sehr nahe bei einander. Eine Profunda brachii geht mit dem Radialis zur Streckseite. Der Medianus liegt am Oberarm lateral von der Arterie, er tritt vor ihr durch das Foramen supracond. Am unteren Drittel der Brachialis entspringt eine Radialis superficialis, die jedoch nicht sehr stark entwickelt ist (links stärker als rechts). — Die Hauptarterie des Unterarmes ist eine einheitliche Mediana, die sich erst in der Hand theilt. Die Mediana giebt eine Interossea commun. ab, die sich sofort in interna und externa spaltet. An der Abgangsstelle der Interossea giebt die Mediana zugleich einen ulnaren Muskelast ab, der sich zu den ulnaren Flexoren biegt. Radial giebt die Mediana in derselben Höhe ein Ästchen zum Pronator teres ab. (Es entspricht der Abgang etwa der Stelle des Abgangs der menschlichen Radialis. Vielleicht ist durch die sen Muskelast die Andeutung der menschlichen A. radialis gegeben.)

*Halmaturus ualabatus.*

Fig. 3.

Zur Erläuterung der Abbildung ist es wohl am besten, wenn ich noch einmal die kurze Beschreibung aus meiner ersten Arbeit, um ein wenig erweitert, wiederhole.

Etwa 1 cm über dem Canalis supracondyloid. geht eine *Radialis superficialis* ab. Diese verzweigt sich am *Biceps* und geht dann in die Radialrinne über. In ihrem Verlauf über den *Biceps* giebt sie einen starken medialen Ast ab. Dieser verläuft oberflächlich über den *Pronator teres* und *Palmaris longus* und verzweigt sich an diesen Muskeln, nachdem er sofort nach seinem Abgang von der *Radialis superf.* einen tiefen Ast zum *Flexor digg. prof.* abgegeben hat. Einer der Endäste dieses oberflächlichen medialen Astes der *A. radialis superf.* senkt sich etwa in der Mitte des Unterarmes in die *Arteria mediana*, stellt also eine Anastomose zwischen *A. mediana* und *A. Radialis superficialis* her.

Die *Brachialis* tritt nach Abgang der *Radialis superficialis* bald in den Canalis supracondyloideus und zwar ulnar vom Nerven. Der Canalis supracondyloideus ist nur sehnig geschlossen. Die *Mediana* verläuft dann als Hauptgefäß des Unterarmes ulnar und dorsal längs des Medianus. Sie giebt eine starke *Interossea* ab, unmittelbar danach einen ulnaren Muskelast zum *Flexor digg. profundus* und einige stärkere Äste zur umgebenden Muskulatur. Sie theilt sich in der Mitte der Vola in Äste, welche sämtliche Finger versorgen. Am stärksten ist die *Digit. communis* für Zeigefinger und Daumen ausgebildet, die als Fortsetzung des Stammes imponirt. Der Ast der *Mediana* für den Daumen anastomosirt sehr fein mit einem *Ramus volaris superficialis* aus der *Art. radialis superf.* Doch konnte ich diese Anastomose mit voller Sicherheit nachweisen. —

Die *A. rad. superf.* hat den typischen Verlauf am Unterarm. Sie theilt sich, nachdem sie den *Biceps* gekreuzt hat, in einen volaren und dorsalen Ast. Der volare Ast verläuft in der Radialrinne, giebt den schon erwähnten *Ram. vol. superf.* ab und begiebt sich unter der Sehne des *Abductor poll.* zur Dorsalseite. Dort versorgt er die drei ersten *Interstitia interossea*. Der Ast für das zweite *Interstitium interosseum* anastomosirt an der Grundphalange III mit der *Digitalis* aus der *Mediana*. — Der dorsale Ast scheint als Muskel oder Bindegewebsast zu enden sein weiterer Verlauf war nicht mit Sicherheit nachweisbar.

Die Interossea ext. durchbohrt sofort die Membran und vertheilt sich. Die Interossea interna ist ziemlich stark und in dem sehr engen Zwischenknochenraum vom Pronator quadratus eingehüllt. Ich konnte keinen distalen Übertritt zur Dorsalseite nachweisen. Die Interossea biegt sich distal vielmehr, die volaren Schichten des Pronator quadratus durchbohrend, zum ulnaren Handrand. Hier endet sie.

Eine Ulnaris existirt nicht, durch den erwähnten Muskelast ist vielleicht eine Andeutung gegeben.

Wie ich schon hervorhob, ist dieser Befund in vieler Beziehung übereinstimmend mit dem von Halmaturus Parij, den HYRTL abbildet. Sehr interessant ist der oberflächliche ulnare Ast der Radialis superficialis, von HYRTL mit Unrecht als Ulnaris bezeichnet. Es handelt sich hier vielmehr um eine Inselbildung, deren Wichtigkeit für die Erklärung menschlicher Varietäten RUGE (26) betont hat. Schon in meiner ersten Arbeit wies ich darauf hin, dass diese Bildung vielleicht zur Erklärung der oberflächlichen Mediana, wie sie TIEDEMANN (29) beschrieben hat, herangezogen werden kann. Man wird diesen Verbindungsast am einfachsten als Truncus communicans bezeichnen, da sich das Bedürfnis einer besonderen Benennung kaum finden wird.

### Phalangista vulpina.

Fig. 4.

Etwas vor dem Foramen supracondyloideum giebt die Brachialis eine ziemlich schwache Radialis superficialis ab. Die Brachialis tritt dann hinter dem Nervus medianus durch das Foramen supracondyloideum. Etwas unterhalb der Ellenbeuge folgt eine Dreitheilung in Interossea, Mediana und einen ulnaren Ast. Der letztere erreicht nicht den Nervus ulnaris, sondern dringt in die Muskelmasse des Flexor digit. subl. ein, in der er ziemlich weit verfolgbar ist. Die Mediana ist das stärkste Gefäß des Unterarmes. Sie giebt etwas über der Mitte des Unterarmes einen radialen Ast ab, der mit einem oberhalb abgegebenen Nervenast des Medianus verläuft und sich durch mehrere Anastomosen mit der A. radialis superficialis verbindet. Der Hauptstamm dieses radialen Astes der Mediana tritt endlich über der Sehne des Abductor poll. long. zur Dorsalseite, wo er mit der Radialis superficialis vereint die radialen dorsalen Fingerarterien abgiebt. Vor seinem Übertritt zur Dorsalseite giebt er ein Ästchen ab, das den typischen Verlauf des Ramus volaris superficialis der Art. radialis des Menschen hat. — Der fortgesetzte Stamm der Me-

diana theilt sich in der Vola zur Versorgung sämtlicher Finger. Der Zweig für die Radialseite des Daumens anastomosirt mit dem erwähnten Ramus volaris superficialis radialis, der Ast für die Ulnarseite des Daumens anastomosirt mit einem tiefen Ast der Radialis. Eine Ulnaris ist nicht vorhanden. In Begleitung des unteren Theils des Ulnaris habe ich ein feines Arterienästchen gesehen, das von der Interossea abzustammen scheint.

Die Interosseaen scheinen sich ähnlich zu verhalten wie bei *Halmaturus*. Auch der ulnare Theil der dorsalen Digitales wird von den Interosseaen geliefert.

Fassen wir nun das Ergebnis der eben geschilderten Befunde, sowie die Beschreibungen von ZUCKERKANDL, auch HYRTL's Beschreibung von *Macropus giganteus* zusammen, so ergibt sich, dass ein Charakteristikum der Beuteltiere die ausgebildete Mediana als Hauptgefäß des Unterarmes ist, wie dies bereits ZUCKERKANDL hervorgehoben hat. In wie fern diesem Befund Wichtigkeit zur Erklärung menschlicher Varietäten zukommt, habe ich in meiner ersten Arbeit dargethan; hier interessiren uns aber nur die Beuteltiere für sich als Thierklasse, und wir müssen sehen, ob vielleicht bei ihnen sich Unterschiede in der Ausbildung der Mediana finden. Da ist zu antworten, dass diese sehr gering, aber jedenfalls doch vorhanden sind. Am besten geht dies aus dem verschiedenen Befund hervor, den ZUCKERKANDL an den beiden Seiten eines *Wombat* gehabt hat. Er fand, dass sich hier auf der einen Seite die *A. mediana* typisch verhielt, während auf der anderen Seite ihre »proximale rudimentäre Hälfte als Muskelast endete, während die distale Hälfte mit der starken *Radialis superficialis* in Verbindung trat«. Es ist schade, dass ZUCKERKANDL diesen Befund nicht durch eine Abbildung erläutert.

Aber auch in der Ausdehnung des an der Hand von der Mediana versorgten Gebietes bestehen kleine Verschiedenheiten. Bei *Dasyurus* konnte ich keine Betheiligung einer anderen Arterie an der Handversorgung nachweisen, bei *Halmaturus* gelangen schon Endäste der Interossea und *Radialis superficialis* zur Hand, bei *Phalangista* findet sich eine selbständige Versorgung der Dorsalseite.

Eben so bestehen Verschiedenheiten in der Abgabe und Ausbildung der Äste der Mediana. Eine *A. ulnaris* fehlt zwar den von mir untersuchten Thieren, jedoch sind Andeutungen derselben vor-



handen. ZUCKERKANDL hat für *Macropus thetidis* jedoch schon eine ausgesprochene, wenn auch schwache *Ulnaris* beschrieben. Ein ulnarer Muskelast wird mitunter auch von der *Interossea*, unmittelbar nach ihrem Abgang von der *Mediana* abgegeben.

Auf die Bedeutung der Anastomose der *A. mediana* mit einem *Ramus vol. superficialis* der *A. radialis superficialis* habe ich bereits aufmerksam gemacht. Dieser Befund ist bei *Halmaturus ualabatus* und *Phalangista* beschrieben. Sehr interessant ist der mediano-radiale Ast bei *Phalangista*, der bedeutungsvoll deshalb ist, weil er sich in Begleitung eines Nerven befindet. Einen *Ramus mediano-radialis* beschreibt ZUCKERKANDL ferner für den *Wombat*. Dieser Ast scheint mir nach der Beschreibung etwas höher aus der *Mediana* zu entspringen, als der entsprechende Ast bei *Phalangista*, also ungefähr in derselben Höhe wie die *A. radialis* des Menschen. Ein solcher, allerdings sehr reducirter mediano-radialer Ast wird vielleicht auch durch den Muskelast dargestellt, den ich an entsprechender Stelle bei *Perameles* gesehen habe. Auch auf der Abbildung HYRTL's von *Halmaturus Parii* findet sich ein mediano-radialer Ast.

Die *Radialis superficialis* ist ebenfalls nicht bei allen untersuchten Beuteltieren gleich stark ausgebildet. Sie erscheint bei ihrem Abgang von der *Brachialis* nicht sehr stark bei *Phalangista*, freilich wird sie in ihrem distalen Theil durch einen bedeutenden Ast der *Mediana* verstärkt. An der Stelle ihres Abgangs von der *Brachialis* ist sie bei *Halmaturus* am stärksten. Auch ihr Verbreitungsgebiet erscheint nicht ganz gleichmäßig. — Dasselbe gilt von der *Interossea*. Die *Interossea* ist bei manchen Formen sehr schwach (*Dasyurus*), bei anderen sogar auffallend stark entwickelt (*Halmaturus*). Doch tritt auch bei starker Entwicklung der *Interossea* keine Reduktion der *Mediana* ein. ZUCKERKANDL hält den radialen Ast der *Interossea*, den er bei *Macropus giganteus* als unter dem *Abductor pollicis* zur Dorsalseite tretend beschreibt, für homolog dem entsprechenden Stück der menschlichen *Radialis*. Diesen radialen Ast habe ich bei *Halmaturus ualabatus* nicht gefunden, eben so wenig den mittleren Ast, sondern nur den ulnaren. Bei *Halmaturus ualabatus* halte ich das Stück der *Radialis superficialis*, das unter dem *Abductor pollicis* zur Dorsalseite tritt, für homolog dem entsprechenden Stück der menschlichen *Radialis*.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass auch bei den Beutlern keine absolute Übereinstimmung, sondern eine Entwicklung in der Klasse existirt, daneben auch eine Variabilität innerhalb derselben

Art. Sollte man sagen, welche Form den ursprünglichsten Zustand darstellt, so scheint mir *Dasyurus* diese Form zu sein. Er zeigt den gemeinsamen Medianatypus in ausgebildetster Weise und eine nur geringe Ausbildung der anderen Arterien (*Radialis superficialis*, *Interossea*). Nach ihm möchte ich *Halmaturus* und seine Verwandten nennen, die jedoch schon eigenartige Entwicklung in bestimmter Richtung zeigen. So findet sich bei einer Art eine ausgesprochene Art. *ulnaris*. *Perameles* scheint in dieselbe Kategorie wie *Halmaturus* zu gehören. — Am entwickeltsten sind *Phalangista* und *Phascalomys*, die zum Theil Überleitung zu Zuständen geben, denen man in höheren Thierklassen in ausgebildeter Weise begegnet.

Man könnte auch meinen, dass vielleicht *Halmaturus* gerade wegen der starken Ausbildung der *Interossea* den ursprünglichen Zustand darstellt. Man könnte vielleicht glauben, dass hier ein wichtiges Übergangsstadium vom *Interosseatypus*, der nach ZUCKERKANDL der primäre ist und sich bei Reptilien und Amphibien findet, zu dem Medianatypus vorliegt. Ich glaube aber, dass dies nicht der Fall ist. Die primitivsten Säugethiere, die Monotremen, haben nach HYRTL's (16) Beschreibung höchst wahrscheinlich eine A. mediana. Außerdem findet man starke Ausbildung der *Interossea* bei einzelnen Vertretern vieler Thierklassen, so dass mir die starke Entwicklung der *Interossea* bei *Halmaturus* eine sekundäre, für die Art charakteristische Weiterbildung, weit eher zu sein scheint, als ein alter Zustand. Ein tiefliegender Hohlhandbogen existirt bei den Beutlern natürlich nicht im Sinne der menschlichen Anatomie. Bei *Halmaturus* versorgt die *Interossea* die tiefliegenden Schichten der Hohlhand. — Hinweisen möchte ich noch auf die dorsalen Fingerarterien, die ich besonders bei *Phalangista* gut beobachten konnte.

### Carnivoren.

Die Litteratur, welche sich auf Carnivoren bezieht, ist umfangreicher, als die über Beutelthiere. Es finden sich über Carnivoren in folgenden im Litteraturverzeichnis angeführten Werken Notizen: 3, 4, 6, 7, 8, 9, 14, 15, 18, 21, 22, 23, 24, 27, 28, 31. Im Allgemeinen kann ich, was die Kritik der früheren Litteratur anbetrifft, auf ZUCKERKANDL verweisen. Ich will daher nicht alle Einzelheiten wiederholen. Hervorheben möchte ich noch, dass CUVIER die Endvertheilung der Mediano-radialis bei der Katze vollkommen richtig

beschreibt. Für Viverren, Mustelen, *Lutra* giebt MECKEL das Gleiche an, wie für *Halmaturus*, *Didelphys*, *Phascolumys* (s. pag. 416). HYRTL hat eine sehr gute Beschreibung und Abbildung von *Viverra* Linsang gegeben. Gerade hier spricht HYRTL es aus, dass die »A. mediana den oberflächlichen Hohlhandbogen bildet«. Er beschreibt für Mediana und Radialis ein schwaches Wundernetz. HYRTL kennt bereits den Ramus mediano-radialis, den er als Radialis inferior s. brevis bezeichnet. — ZUCKERKANDL hat Hund, Bär, Katze, Löwe, Tiger, *Viverra zibetha*, *Galictis vittata*, Wiesel untersucht. Er kommt zu dem Schluss, dass »die Carnivoren am Vorderarm eine Mediana besitzen, welche, nachdem sie einen Ramus mediano-radialis entwickelt hat, in die Hohlhand eintritt und den oberflächlichen Arterienbogen herstellt«. Er sagt dann, die Ulnaris sei vorhanden, jedoch schwach entwickelt, doch sei »eine Anastomose mit dem Arc. vol. subl. bereits entwickelt«. Dieser allgemeine Schluss scheint mir nach seinen Beschreibungen etwas zu allgemein, da von den 8 Carnivoren, die ZUCKERKANDL beschreibt, er von 5 (Hund, Bär, *Viverra*, *Galictis*, Wiesel) diese Anastomose gar nicht erwähnt, bei einigen ausdrücklich hervorhebt (z. B. Bär), dass die Ulnaris gar nicht die Hand erreicht. Es bleiben also nur die Feliden, bei denen ZUCKERKANDL die Einmündung der Ulnaris in den Arcus vol. subl. gesehen hat. Und diese haben einen außerordentlich rudimentären Hohlhandbogen, da sie den Mediano-radialis-Typus besitzen.

Ich werde nun zu der Beschreibung meiner Befunde übergehen und bei der Vergleichung natürlich auch die Befunde der anderen Autoren berücksichtigen.

### *Crossarchus fasciatus*.

Fig. 5.

Die Medianusschlinge liegt am Ausgang der Achselhöhle vor der A. brachialis. Am Oberarm giebt die Brachialis eine ziemlich starke Profunda ab, welche sich mit dem Nervus radialis in die Tiefe senkt. Unmittelbar nach der Profunda wird ein schwacher Bicepsast abgegeben, der hinter dem Nervus medianus zum Biceps verläuft. *Crossarchus* besitzt einen Canalis supracondyloideus, durch den Arterie und Nerv hindurchtreten. Hierbei liegt der Nervus medianus vor der Arterie. Kurz vor Eintritt in den Canalis supracondyloideus giebt die Brachialis eine Radialis superficialis ab.

Diese Radialis superficialis verläuft vor dem Nerven zur

Ansatzstelle des Biceps und sendet zuerst einen ulnaren Zweig ab. Dieser theilt sich in ein schwaches Ästchen für den Anconaeus quintus und einen stärkeren Ast für die Anconaei. Mit diesem ulnaren Ast zusammen giebt die Radialis superficialis einen radialen Ast ab, der eine Nutritia humeri vorstellt. Es folgt die Abgabe zweier oberflächlichen, ulnaren Arterien, die sich auf der ulnaren Flexorenmasse des Unterarmes vertheilen. Diese erinnern an die oberflächlichen Äste des Kängurus (s. auch *Dasyurus*). Zwischen dem Abgang der beiden ulnaren Äste liegt der Abgang eines Astes, der sich rückläufig zu dem Deltoideo-pectoralis begiebt. Durch die Abgabe dieser Äste hat die Radialis superficialis bedeutend an Volumen verloren. Sie gelangt in die Radialrinne und verliert sich am Handgelenk. Doch konnte ich an der rechten Seite nachweisen, dass sie sich bis zur Dorsalfläche der Hand fortsetzt und den Daumen sowie anscheinend auch den Zeigefinger radial versorgt.

Die Brachialis (*a.br.*) giebt unmittelbar nach Abgang der Radialis superficialis eine ulnare Arterie ab, die zum Nervus ulnaris gelangt, um diesen auf seinem Weg um den Condylus zu begleiten und am Anfang des Unterarmes als Muskelast zu endigen. Es ist diese Arterie wohl als Collateralis ulnaris inferior (*a.coll.u.i.*) zu bezeichnen.

Am Unterarm giebt der Arterienstamm zunächst einen kleinen ulnaren Muskelast, sodann eine bedeutende dorsale Arterie ab. Dieser letztere Stamm giebt nach ganz kurzem Verlauf eine nicht unbedeutende Ulnaris ab und theilt sich dann in Interossea interna und externa.

Die Ulnaris erreicht etwa in der Mitte des Unterarmes den Nervus ulnaris und zieht mit diesem auf dem Flexor carpi ulnaris<sup>1</sup> gelagert zur Hand. Hier konnte ich ihr Verzweigungsgebiet nicht feststellen. Ein dorsaler Ast wird von der Ulnaris abgegeben, der zum Dorsum manus gelangt und Finger V, sowie IV ulnar zu versorgen scheint. Die Ulnaris erscheint jedenfalls schon im distalen Theil des Unterarmes in ihrem Volumen außerordentlich reducirt.

---

<sup>1</sup> Ich bin gezwungen, die Muskeln nach Analogie der menschlichen zu benennen, womit ich jedoch keineswegs eine wirkliche Homologie der betreffenden thierischen und menschlichen Muskeln behaupten will. Über die Extremitätenmuskeln ist bis jetzt wenig gearbeitet, so dass es weiteren Forschungen vorbehalten bleiben muss, wirkliche Homologien der betreffenden Muskeln aufzudecken. Auch konnte ich nicht die gesammte Litteratur, welche sich mit den Muskeln der Thiere beschäftigt, genügend durchsehen.



Die *Interossea interna* ist eine kleine Arterie, die sich bald im *Pronator quadratus* verliert. Die *Interossea externa* durchbricht die Membran und vertheilt sich an den Muskeln der Streckseite. Der bedeutendste Zweig versorgt den *Extensor carpi ulnaris*.

Als Hauptarterie des Unterarmes erscheint eine *Mediana (a.m.)*. Die Lagerung der Arterie zum Nerven scheint nicht immer dieselbe zu sein. Links verlief der Nerv ulnar von der Arterie, während er rechts von der Arterie gekreuzt wird, so dass er im distalen Theil, oberhalb des Handgelenks, radial von der Arterie liegt. Dieselbe Verschiedenheit fand sich bei einem zweiten Exemplar, nur war die Kreuzung hier auf der linken Seite.

Die *Mediana* giebt auf ihrem Verlauf einen starken *mediano-radialen (r.m.r.)* Ast ab. Dieser zweigt sich etwa am oberen Drittel des Unterarmes ab und verläuft nach unten radial, um unter die Sehne des *Abductor poll.* zu gelangen. Er versorgt die radiale Daumenseite. Die *Mediana* verläuft weiter zur Hohlhand und theilt sich hier in die *Digitales*. Als Fortsetzung des Stammes erscheint die *Digitalis* zum dritten und vierten Finger.

Ein zweites Exemplar bietet keine abweichenden Befunde dar.

### *Mephitis zorilla* (Stinkthier).

Die Medianusschlinge liegt hoch in der Achselhöhle vor der Arterie. Die *Profunda*, welche sich mit dem *Nervus radialis* zur Streckseite begiebt, ist unbedeutend. Etwa 1 cm über dem *Canalis supracondyloideus*, etwa am unteren Drittel des Vorderarmes, geht eine *Radialis superf.* von der *Brachialis* ab.

Diese *Radialis superficialis* sendet sofort einen kleinen ulnaren Ast ab, der sich vor dem *Nervus ulnaris* zu den *Anconaei* begiebt (s. *Crossarchus*). Alsdann giebt die *Radialis* einen Ast zum *Biceps* und darauf einen oberflächlichen Ast, der am Unterarm sich auf die Flexoren auflagert. — Der Endast der *Radialis superf.* verläuft als schon ziemlich schwache Arterie zur Radialrinne und verliert sich in derselben am *Flexor carpi radialis*.

Sogleich nach Abgabe der *Radialis superficialis* schickt die *Brachialis* eine Arterie ulnarwärts zum *Nervus ulnaris*, also eine *Collateralis ulnaris inferior*. Die *Arteria brachialis* durchzieht hinter dem *Nervus medianus* den *Canalis supracondyloideus*. — Unmittelbar nach Durchsetzung des *Canalis supracondyloideus* liegt die Arterie radial vom Nerven. Am Unterarm findet eine abermalige Kreuzung

von Arterie und Nerv statt. Am Anfang des Unterarmes liegt die Arterie radial — wie erwähnt —, in der Mitte vor, am Ende ulnar vom Nerven. Nach Austritt der Arterie aus dem Canalis supracondyl. giebt sie sofort einen radialen Ast ab, der als Muskelast endet. (Andeutung der Radialis profunda des Menschen?) Etwas tiefer wird ein kleiner ulnarer Muskelast abgegeben, der hinter dem Nervus medianus zu den Flexoren zieht.

Die Hauptarterie des Unterarmes ist als Mediana zu bezeichnen. Es folgt der Abgang eines kurzen Stammes von der Mediana, der sich sofort in drei Arterien theilt, in Ulnaris, Interossea interna und externa.

Die Ulnaris erreicht etwa in der Mitte des Unterarmes den Nervus ulnaris, verzweigt sich aber sehr bald an die umgebende Muskulatur.

Die Interossea externa durchzieht die Membran und verzweigt sich sehr rasch an den Muskeln der Streckseite.

Die Interossea interna zeigt ein typisches Verhalten. Sie zieht zum Pronator quadratus, biegt sich unter diesen und gelangt an dem distalen Theil des Vorderarmes zur Streckseite, wo sie bald endet.

Die Mediana giebt auf ihrem weiteren Verlauf am Vorderarme einige Muskeläste zur umliegenden Muskulatur. Beachtenswerth erscheint ein Ramus mediano-radialis. Dieser entspringt in derselben Höhe wie der entsprechende Ast bei Crossarchus und nimmt denselben typischen Verlauf zur Sehne des Abductor pollicis. — Die Mediana theilt sich in der Hand in typischer Weise, zuerst geht der Ast für den Daumen, dann der für den Zeigefinger ab.

Auf der rechten Seite entspringt die Collateralis uln. inf. sofort nach Abgang der Radialis superfic. und ist bedeutend stärker als links.

Bei *Bassarus astuta* Lichtst. konnte ich eine Mediana als Hauptarterie des Vorderarmes, sowie einen Ramus mediano-radialis konstatiren. Zu weiteren Untersuchungen war das Thier wegen gänzlich unbrauchbaren Zustandes nicht geeignet.

### *Herpestes griseus.*

Fig. 6.

Die Medianusschlinge liegt ziemlich hoch an der Grenze der Achselhöhle. Der Medianus zieht am Oberarm medial von der Ar-

terie, kreuzt sie unmittelbar vor dem Abgang der Radialis superficialis und durchzieht vor ihr den Canalis supracondyloideus. Am Unterarm liegt der Nerv medial (ulnar) von der Arterie. Sehr dicht oberhalb des Canalis supracondyl. wird von der Arterie die Radialis superfic. abgegeben.

Die Radialis superficialis (*a.rad.sup.*) sendet sofort nach ihrem Abgang mehrere Zweige ab. Radial verläuft ein Zweig zum Biceps und eine Nutritia humeri; ulnar ein Ast zum Anconaeus, der vor dem Ulnaris vorbeizieht (*a.an.*).

Außerdem wird ulnar ein längerer oberflächlicher Ast abgegeben, der sich am Pronator teres und der Flexorenmasse oberflächlich vertheilt (cf. Dasyurus). Der Stamm der Radialis superficialis zieht über den Biceps hinweg zur Radialrinne, giebt einen kleinen radialen Zweig für die darunter liegende Muskulatur. Etwas nach der Mitte des Unterarmes, nachdem ihr Volumen schon bedeutend reducirt ist, verlässt die Radialis superf. diese Rinne und begiebt sich zur Dorsalseite. Sie ist bis zur Dorsalseite des Daumens verfolgbar, jedoch besteht keine Anastomose mit dem Medianagebiet.

Gleich nach Abgabe der Radialis superficialis giebt die Brachialis, noch vor Eintritt in den Canalis supracond., eine Collateralis ulnaris inferior ab (auf der Figur nicht sichtbar), die mit dem Nervus ulnaris sich zum Condylus begiebt.

Nachdem die Arteria brachialis den Unterarm erreicht hat, zieht sie als A. mediana in Begleitung des Nervus medianus zur Vola manus. Sie giebt zunächst am Unterarm zugleich Interosseae und Ulnaris ab. Der Ursprung dieser Arterien liegt auf der dorsalen Seite der Mediana.

Die Interossea externa durchbohrt sofort die Membran und vertheilt sich an den Muskeln der Streckseite. Ihre Ausläufer sind nicht über die Mitte des Unterarmes verfolgbar.

Die Interossea interna zieht auf der Membran zum Pronator quadratus, begiebt sich unter diesen, durchbohrt am distalen Ende die Membran und vertheilt sich dorsal am Handgelenk.

Die Ulnaris ist nicht sehr stark, doch gut verfolgbar. Sie gelangt zum Nervus ulnaris und theilt sich in zwei Äste, von denen der eine der volaren, der andere der dorsalen Seite angehört. Der dorsale Ast ist bis zum Interstitium des vierten und fünften Fingers verfolgbar. Der volare Ast gelangt in die Vola und anastomosirt ganz fein mit der Mediana.

Die Mediana giebt außer einigen Muskelästen einen größeren

radialen Ast etwa in der Mitte des Unterarmes ab, der einer Mediano-radialis (*r.m.r.*) entspricht. Dieser mediano-radiale Ast biegt sich unter die Sehne des Abductor pollicis, gelangt so zum Handrücken, um dann im ersten Interstitium metacarp. wieder zur volaren Seite überzutreten. In der Tiefe der Vola ist er bis zum Mittelfinger verfolgbare (Analogie mit dem tiefen Hohlhandbogen).

Die Mediana gelangt zur Vola, giebt sofort einen radialen Ast für den Daumen ab und theilt sich weiterhin in die Digitales für die übrigen Finger. Die Digitales für Finger III und IV laufen eine Strecke vereint, erst im Interstitium phalang. findet die Theilung statt. Die Digitalis V bildet schon einen distalwärts konkaven Bogen und empfängt an ihrer Umbiegungsstelle phalangenwärts eine feine Anastomose der Ulnaris. Es ist hier also mit Sicherheit der mediano-ulnare Bogen vorhanden, der sich bei menschlichen Varietäten findet.

#### *Galictis barbara.*

Die Medianusschlinge liegt vor der Arteria axillaris an der Grenze der Achselhöhle. Der Nervus medianus tritt vor und etwas ulnar von der Arterie durch das Foramen supracondyloideum. Oberhalb desselben giebt die Brachialis eine A. radialis superfic. ab, die nach Abgabe von Ästen zum Biceps und eines oberflächlichen Astes zu den Flexoren in der Radialrinne verläuft. — Das Hauptgefäß des Unterarmes ist die Mediana, die einen sehr starken, typisch verlaufenden Ramus mediano-radialis abgiebt. Es ist bereits eine ziemlich gut ausgebildete A. ulnaris vorhanden. Interossea externa und interna bieten den gewöhnlichen Befund.

#### *Galictis vittata.*

Diese Form ist bereits von ZUCKERKANDL beschrieben, auf dessen Beschreibung ich also verweisen kann.

Es ist ein Foramen supracondyloideum vorhanden, durch das der Nerv vor der Arterie hindurchtritt. Im Übrigen schließt sich *Galictis* an die marderartigen Thiere an. — Die Mediana giebt gleich am Anfang des Unterarmes einen gemeinsamen Stamm ab, von dem die Interossea externa und eine ziemlich wohl entwickelte Ulnaris geliefert werden. Es folgt der Abgang der Interossea interna von der Mediana.



Weiterhin giebt die Mediana einen gut entwickelten Ramus mediano-radialis ab. Eben so ist eine typische Radialis superficialis vorhanden. — An meinem Exemplar ist also dem ZUCKERKANDL'schen gegenüber in so fern ein abweichender Befund festzustellen, als Interossea ext. und Ulnaris an meinem Exemplar gemeinsam entspringen und der mehr proximale Ast dieser Interosseo-ulnaris die Interossea externa war, während ZUCKERKANDL sagt: »Von der Armschlagader gehen der Reihe nach folgende Arterien ab:

- 1) eine mäßig starke Ulnaris,
- 2) die Interossea externa,
- 3) die Interossea interna.«

Es kommen also auch bei diesen Formen Variationen vor.

### Putorius foetidus (Iltis).

Eine Beschreibung der Arterien des Iltis findet sich in BARKOW, Disquisitiones (4). BARKOW beschreibt unter dem Namen der Radialis sehr gut die Radialis superficialis, er giebt an, dass die Radialis superf. dorsal, nachdem sie 4 dorsale Interosseae abgegeben hat, mit einem dorsalen Ast der Ulnaris anastomosirt, und dass aus dieser Anastomose die dorsale ulnare Seite des 4. Fingers und die radiale des 5. Fingers versorgt werden. Auch erhellt aus BARKOW's weiterer Beschreibung, dass er sehr genau die Verhältnisse des Iltis studirt hat. Die A. mediana bezeichnet er nicht als solche, sondern bis zum Abgang der Mediano-radialis, die von ihm als »dorsaler Ast« bezeichnet wird, als Brachialis, dann als volaren Ast der Brachialis. Er beschreibt einen oberflächlichen Hohlhandbogen, der von diesem volaren Ast der Brachialis und der Ulnaris gebildet wird (mediano-ulnarer Bogen — Herpestes). — Nach meinen eigenen Untersuchungen lasse ich die Beschreibung folgen.

Die Medianusschlinge liegt oben in der Achselhöhle vor der Arterie, der Nervus medianus kreuzt am Oberarm die Arterie, indem er zuerst medial, dann vor der Arterie liegt. Er tritt mit der Arterie durch das Foramen supracondyl.

Etwas oberhalb des Foramen wird eine Radialis superficialis abgegeben, die den Medianus kreuzt, dann über den Biceps zur Radialrinne verläuft. — Die Hauptarterie des Unterarmes ist die Mediana, die sich in der Vola theilt. Ein mediano-radialer Ast ist ausgebildet. Eben so findet sich eine mäßige Ulnaris. Die Interosseae bieten nichts Besonderes.

An der linken Seite verläuft distal am Unterarm, etwas oberhalb des Handgelenks, ein querer Ast von der Mediana zur Ulnaris, der beide Arterien verbindet. Da ich diesen Ast rechts nicht nachweisen konnte, eben so wenig bei einem zweiten Exemplar, so kann ich keinen besonderen Werth auf diesen Befund legen, der ja eine Zufallsbildung ohne morphologische Bedeutung sein kann. Jedenfalls steht der Befund vereinzelt da.

Im Übrigen kann ich auf BARKOW's Beschreibung verweisen. Die nach alten Anschauungen gewählten Namen in BARKOW's Abhandlung lassen sich ja leicht umformen. — Im Allgemeinen liegen beim Iltis dieselben Verhältnisse vor, wie beim Stinkthier.

### *Arctitis binturong.*

Fig. 7.<sup>1</sup>

Die Medianusschlinge liegt an der Grenze der Achselhöhle vor der Arterie. Am Oberarm liegt die Arterie medial vom Nervus medianus. Der Nerv kreuzt die Arterie etwas oberhalb des Canalis supracondyloid. Etwas unterhalb der Mitte des Oberarmes giebt die Brachialis eine schwache Radialis superficialis ab.

Die Radialis superficialis (*a.rad.s.*) giebt Äste zum Biceps und ulnar zu den Flexoren einen Oberflächenast, gelangt dann in die Radialrinne. Etwa in der Mitte des Unterarmes tritt sie ganz zur Dorsalseite des Armes und ist bis zum Dorsum der Hand verfolgbar. Sie versorgt die oberflächlichen Schichten des Armrückens und endet in der oberflächlichen Handfascie.

Die Brachialis giebt nach der Radialis superf. sofort noch eine starke Collateralis ulnaris inferior (*a.c.u.i.*) ab.

Am Unterarm zieht die Hauptarterie an der radialen Seite des Nerven bis etwa zum unteren Drittel, dann wendet sie sich radialwärts, gewinnt den typischen Verlauf der Mediano-radialis und tritt unter der Sehne des Abductor poll. zur Dorsalseite. Ein schwaches Ästchen ist in Begleitung des Nervus medianus noch eine Strecke weit distal verfolgbar. Wir haben hier also den Befund einer Mediano-radialis, wie er sich sonst nur bei den Katzen findet; das Ästchen, das den Nervus medianus distal begleitet, ist das Rudiment der Mediana. Man kann nach diesem Befund nicht mehr behaupten, die Mediano-radialis sei charakteristisch für die Felidae.

Am Unterarm giebt die Mediano-radialis zunächst fast zu gleicher

Zeit die beiden Interossea und die Ulnaris ab. Es liegt der Ursprung der Interossea externa am meisten proximal, der der Interossea interna am meisten distal. — Die Interossea externa durchbohrt sofort die Membran und verzweigt sich an der Muskulatur der Streckseite. — Die Interossea interna biegt sich unter den Pronator quadratus, durchsetzt dann distal die Membran und endet unmittelbar über dem Handgelenk.

Die Ulnaris (*a.u.*) ist gut entwickelt. Sie zieht unter dem Flexor digg. direkt zum Nervus ulnaris und begleitet diesen bis zur Vola. Sie giebt auf diesem Wege Zweige an die umliegende Muskulatur und theilt sich unmittelbar vor dem Handgelenk in zwei feine Äste. Der eine zieht unter der Sehne des Flexor carpi ulnaris dorsal und endet bald in der Muskulatur, der andere zieht mit dem Nerven zur Vola, um hier gleich nach Eintritt in die Vola als Muskelast zu enden.

Die Versorgung der Finger geschieht von einer tiefen Arterie aus, die das Ende der Mediano-radialis darstellt. Die Mediano-radialis gelangt unter der Sehne des Abductor poll. zum Dorsum der Hand. Hier theilt sie sich in zwei Äste. Der schwächere Ast zieht im ersten Interstitium metacarp. dorsale nach vorn und versorgt den Daumen, der also eine dorsale Versorgung erhält. — Der andere Ast tritt unter der Sehne des Extensor carpi rad. long., der sich am Metacarpale II inserirt, hindurch, verläuft zum Interstitium metacarp. II und tritt durch dasselbe zur Vola, nachdem er noch ein feines Ästchen zum Interstitium phalang. II abgegeben hat. — In der Vola erfolgt zunächst Abgabe eines feinen queren Ästchens und sodann die Abgabe der einzelnen Digitales. Eine volare Daumenarterie konnte ich nicht nachweisen. Ein Ästchen verlief quer zum Daumen, verlor sich aber am periostalen Gewebe des Metacarpale. Im Übrigen erhalten die zugekehrten Seiten der Finger je einen Ast von einer Digitalis. Die auf der Tafel punktirte Digitalis konnte ich nicht finden, ihre Existenz scheint mir aber nach Analogie der anderen Digitales sicher.

Zu bemerken ist noch, dass die Mediano-radialis in ihrer distalen (radialen) Strecke eine Art Wundernetz bildet; ein Ast verlässt sie, läuft eine Strecke neben der Hauptarterie, um dann wieder in diese zu münden (s. Figur).

*Nasua socialis.*

Die Medianusschlinge liegt in der Achselhöhle vor der Arterie. Der Medianus liegt am Oberarm Anfangs lateral, dann hinter, zuletzt medial und hinter der Arterie. Es ist ein sehr starkes Foramen supracond. vorhanden, das vom Nervus medianus allein durchsetzt wird. Die Arterie zieht vor dem Canalis supracondyl. zum Unterarm. Hier wird sie zur Mediana und giebt einen sehr starken mediano-radialen Ast ab, der unter dem Abductor poll. zur Dorsalseite der Hand tritt. — Wegen mangelnder Injektion konnte ich nicht mit ausreichender Sicherheit feststellen, ob die Mediano-radialis oder die fortgesetzte Mediana das Hauptgefäß des Unterarmes und der Hand ist. Doch erschien beim Abgang die Mediano-radialis allein injicirt. So scheint mir nach Analogie mit *Aretitis* auch bei *Nasua* der mediano-radiale Typus vorhanden zu sein.

Meiner Ansicht nach ist die Arterie auf der Strecke, auf welcher sie, den Nerven verlassend, vor dem Canalis supracondyloideus zieht, nicht einer Art. brachialis homolog. Offenbar ist hier ein »Collateralstamm« im Sinne RUGE's benutzt. Es ist mir nicht möglich, diesen Collateralstamm bei anderen Formen mit Foramen supracond. nachzuweisen. Es ist aber zugleich durch diesen Befund bei *Nasua* eine Andeutung des Modus der Verlagerung der Arterie nach vorn gegeben. Der Nerv ist dieser Verlagerung noch nicht gefolgt.

*Katze.*

Auch von der Katze existirt von BARKOW (4) eine Beschreibung. Für die Katze existirt bereits die genaue Beschreibung von ZUCKERKANDL. Ich kann dieselbe, wie ich schon in meiner ersten Arbeit erwähnte, durchaus bestätigen. Die Katze besitzt eine typische Mediano-radialis. Ich beschränke mich, indem ich auf die ZUCKERKANDL'sche Beschreibung verweise, hier auf einige wenige Ergänzungen, die ich an einem Exemplare gewonnen habe, bei dem die Injektion besonders gut gelang.

Die A. radialis superf. gelangt aus der Radialrinne zum Dorsum der Hand und giebt hier Äste für die Interstitien der Phalangen ab. Diese münden, wenigstens die Äste für Interstitium II—IV in die Digitales, welche aus dem tiefen Hohlhandbogen heraufziehen. — Das distale Rudiment der Mediana bildet eine rudimentäre Mediana-theilung in der Vola, und ich konnte nachweisen, dass diese distale



Medianatheilung sowohl mit Mediano-radialis als mit Ulnaris anastomosirt. Es wird von der Mediano-radialis, unmittelbar vor ihrem Durchtritt unter der Sehne des Abductor pollicis ein sehr feiner Ramus volaris superf. abgegeben, der genau den Verlauf des gleichen menschlichen Astes hat. Dieser geht die Anastomose mit der Mediana ein. — Wir haben also hier den Befund eines ganz rudimentären feinen Ulno-mediano-radialis-Bogens, wie er oft in guter Ausbildung bei menschlichen Varietäten vorkommt.

Bemerkenswerth ist, dass bei demselben Exemplare, dessen Hohlhandbogen ich eben schilderte, der Nervus medianus die Arterie des Unterarmes rechts erst viel weiter distal verlässt, als links.

Löwe und Tiger bieten nach ZUCKERKANDL's Untersuchungen einen im Wesentlichen mit der Katze übereinstimmenden Befund. Beide folgen dem Mediano-radialis-Typus.

### Hund.

Auch der Hund ist naturgemäß oft beschrieben worden. BARKOW (4) giebt eine recht kurze Beschreibung. Auch die Beschreibungen, welche sich in den für das thierärztliche Studium bestimmten Handbüchern finden, genügen nicht.

ZUCKERKANDL hat eine Beschreibung geliefert, der ich mich anschließe. Ich kann seine Befunde bestätigen. Sonderbar ist beim Hund der Befund der Interossea interna, die sehr stark entwickelt ist und den tiefen Hohlhandbogen durch ihre Verzweigung ersetzt. Die Medianusschlinge liegt beim Hund unter der A. radialis superficialis, diese Arterie reitet gewissermaßen auf der Medianusschlinge. Die A. radialis superf. wird am unteren Drittel des Oberarmes abgegeben. Die Medianusschlinge liegt also auffallend tief.

Ein Foramen supracondyloideum existirt nicht.

Auch bei einem Fuchs konnte ich mich von dem Tiefliegen der Medianusschlinge überzeugen.

### Zusammenfassung und Vergleichung.

Die Carnivoren besitzen im Allgemeinen als Hauptgefäß des Unterarmes eine ausgebildete Mediana. Eine Ausnahme machen die Katzen und Aetitis, vielleicht auch Nasua. Diese besitzen eine Mediano-radialis als Hauptgefäß des Unterarmes. Dieser Befund ist

also nicht absolut auf die Katzen beschränkt, sondern kommt auch bei gewissen Bärenarten vor.

Aber auch die Carnivoren, welche Medianatypus besitzen, stellen diesen nicht mehr in der reinen Form dar wie die Beutelthiere. Die *A. ulnaris* erscheint zwar oft noch schwach, aber durchgehends doch weit bedeutender ausgebildet als bei den Beutelthieren. Eine sehr wichtige Form ist *Herpestes*. Hier konnte ich mit Sicherheit eine Betheiligung der schwachen *Ulnaris* an der oberflächlichen Handversorgung, die Bildung eines mediano-ulnaren Bogens nachweisen. Durch diesen Befund bei *Herpestes* ist ein Fingerzeig gegeben, wie allmählich sich die Umwandlung der Medianatheilung in den Zustand, der beim Menschen Regel ist, vollzog. Noch ist die *Mediana* das Hauptgefäß für die Blutversorgung der Finger. Der schwache Blutstrom, der den Fingern aus der feinen *Ulnaris* zufließt, kommt kaum in Betracht. Aber der erste Schritt zur Umwandlung ist geschehen, eine, wenn auch geringe Betheiligung der *Ulnaris* ist vorhanden, und schrittweise wird die *Ulnaris* erobernd vorgegangen sein nach dem Gesetz des Kampfes der Theile im Organismus selbst. Die Gesetze aber, nach denen dieser Kampf vor sich geht, die Faktoren, welche im speciellen Fall eine Änderung der Arterienversorgung bewirkt haben, sind schwer festzustellen, und ich muss es weiteren Forschungen überlassen, hierüber nähere Aufklärung zu schaffen. — Solche Befunde wie bei *Herpestes* werden sich übrigens noch bei manchen anderen Carnivoren nachweisen lassen. Ja es könnte sein, dass auch bei von mir untersuchten Arten, für welche ich einen solchen mediano-ulnaren Bogen nicht beschrieben habe, sich ein solcher doch in feiner Ausbildung findet. *BARKOW* scheint einen mediano-ulnaren Bogen beim *Iltis* gesehen zu haben. Es bietet sich hier die Gelegenheit, darauf hinzuweisen, dass nicht bei allen Thieren die Injektion in gleicher Weise gelingt, das Gelingen auch vom Zustand des Materials abhängig ist, und dass es desshalb nicht wohl zu verlangen ist, dass bei allen Thieren jede Einzelheit mit gleicher Genauigkeit gesehen wird. Wäre die Injektion überall so gut gelungen, wie z. B. bei der Katze, so hätte ich vielleicht öfter einen mediano-ulnaren Bogen beschreiben können. Doch genügt ja der eine Befund, um eine Überleitung zu geben. Für die marderartigen Thiere und eben so beim Hunde findet sich ein etwa in der Mitte des Unterarmes abgehender mediano-radialer Ast sehr konstant. Ich fand denselben unter den Beutelthieren bei *Phalangista* und zwar von einem Nerven begleitet. Diesen Nerven habe ich bei den Carnivoren nicht nachgewiesen. Doch ist

es wichtig, dass auch diese Arterie einst einer Nervenbahn folgte. Dieser mediano-radiale Ast stellt eine der menschlichen Radialis ganz analoge Bildung dar. Ist er vorhanden, so erscheint die Radialis superfic. weniger ausgebildet (Crossarchus, Mephitis etc.). Es hat hier also ein in der Mitte des Unterarmes abgehender Ast allmählich das Gebiet der Radialis superficialis übernommen. Denkt man sich die Radialis superf. ganz zurückgebildet, so hat man einen Zustand, dessen Analogie mit dem menschlichen einleuchtet. Es ist dann eine Radialis vorhanden, die nur etwas tiefer entspringt als die menschliche. Dieser Typus kommt thatsächlich vor und zwar beim Bären, bei welchem ZUCKERKANDL das Fehlen der »Radialis« hervorhebt. Er giebt an, die Radialrinne sei leer, es scheint danach also keine Radialis superficialis vorhanden zu sein. — Dieser Befund ist wichtig, weil er zeigt, von wie verschiedenen Arterientypen dasselbe Gebiet bei verschiedenen Thierklassen versorgt werden kann. Der ursprüngliche Typus ist die Radialis superficialis, es haben sich zum Ersatz derselben nach zwei verschiedenen Richtungen in verschiedenen Thierklassen einerseits der mediano-radiale Ast des Bären, andererseits die Radialis des Menschen entwickelt. Aus den Formen, welche einen mediano-radialen Ast besitzen, ist andererseits die ausgebildete Mediano-radialis als Hauptgefäß des Unterarmes unter Rückbildung der Mediana hervorgegangen<sup>1</sup> (Felidae, Arctitis). Für die Entstehung der Mediano-radialis haben wir also eine schöne Entwicklungsreihe. Gehen wir vom Medianatypus aus, so geht die Entwicklungsreihe über Phalangista zu den marderähnlichen Thieren (Crossarchus etc.) und weiter zu den Katzen und Arctitis. Wie genau die rudimentären Organe oft die alten Zustände der Vorfahren bewahren, kann man ausgezeichnet an der noch so typischen Handvertheilung der so ganz rudimentären A. mediana bei der Katze sehen, wie ich es oben beschrieben habe.

Wenn wir gesehen haben, dass sich einige allgemeine Regeln über die Arterienversorgung und den Arterienverlauf der Carnivoren aufstellen lassen, so müssen doch einige Befunde auffallen, die außerhalb der Reihe zu stehen scheinen. So ist der Interosseabefund<sup>2</sup>

<sup>1</sup> ZUCKERKANDL hat bereits die Ableitung des mediano-radialen Typus der Katzen vom Medianatypus mittels des Ramus mediano-radialis betont.

<sup>2</sup> Es wird mir nicht ganz klar, wie die Interossea des Bären verläuft. ZUCKERKANDL giebt an: »Die Interossea des Bären verhalten sich typisch.« — Da er aber gesagt hat, die Arterien des Bären hätten große Ähnlichkeit mit denen des Hundes, so erscheint es möglich, dass auch für die Interossea ein solcher hundeähnlicher Befund vorliegt.

des Hundes, den ZUCKERKANDL in einer schönen Tafel abbildet, und den auch ELLENBERGER und BAUM beschreiben, ein alleinstehender, der sich aus den Befunden, die Andere und ich bei Carnivoren gehabt haben, nicht erklären lässt. Nach den ZUCKERKANDL'schen Untersuchungen über die Bedeutung der Interossea als ursprüngliches Hauptgefäß des Unterarmes könnte man meinen, dass hier ein atavistischer Rückschlag erfolgt sei, dass die Interossea wenigstens theilweise wieder zu ihrer alten Bedeutung gelangt sei und, wie es ja früher geschah, die Vola manus versorgt. — Auch die Lagerung der Medianusschlinge erscheint beim Hund auffallend. Eben so ist der Hund von allen von mir untersuchten Formen der Carnivoren die einzige, welche keinen Canalis supracondyl. besitzt. — Eben so ist es unter den Carnivoren eine ganz vereinzelt dastehende Thatsache, dass bei *Nasua* die Arterie vor dem Canalis supracondyl. verläuft. Bei *Aretitis*, einer ziemlich nahestehenden Form ist dieser Befund nicht vorhanden. Wir werden aber dasselbe Verhalten wie bei *Nasua* noch bei *Lemur catta* antreffen.

#### Prosimier.

Über die Prosimier finden sich in der Litteratur nur wenige Notizen. MECKEL (l. c.) giebt an, dass bei *Lemur* die *Brachialis* schon am Oberarm in ihre beiden Vorderarmäste zerfällt. Unter den Thieren, bei denen die »*Brachialis* oder *Ulnaris* den Canalis supracondyl. durchsetzen«, führt er auch die *Makis* auf. HYRTL (l. c.) giebt eine genaue Beschreibung und Abbildung von *Lemur rufus* und eine kürzere Beschreibung von *Otolienus senegalensis*. Bei *Lemur rufus* scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen wie bei *Lemur varius*. HYRTL unterscheidet bei *Lemur rufus* eine *A. mediana superior* und *inferior*. Es scheint da etwas Ähnliches vorzuliegen, wie ich bei *Stenops* gefunden habe. Die *Mediana inferior* soll ein Ast der *Radialis superficialis* sein. Nur ist eine Anastomose der *Mediana superior* und *inferior*, ein Befund, der dem von *Stenops* entsprechen würde, bei HYRTL nicht verzeichnet. Doch kann ich weder aus der HYRTL'schen Beschreibung noch Abbildung ersehen, wo die *Mediana superior* enden soll. Trotzdem HYRTL, wie ich bereits hervorhob, die Wichtigkeit des Verhältnisses des Arterienverlaufes zu begleitenden Nerven erkannt hat, sagt er in diesem Falle: Eigentlich müsse die *Brachialis* schon in ihrem Verlauf durch den Canalis supracond. als *Ulnaris* bezeichnet werden, da *Radialis* und *Mediana*



abgegeben seien. Trotzdem sagt er selbst, dass die Arterie in Begleitung des Medianus den Kanal durchsetze. Hier also zeigt HYRTL eine entschiedene Inkonsistenz. — Die weitere Angabe HYRTL's, dass bei allen Halbaffen zwei Arterien den Canalis supracond. durchsetzen, ist in dieser Verallgemeinerung nicht richtig. *Otolienus senegalensis* wird von HYRTL nur kurz beschrieben, doch scheint es mir nach der Beschreibung, dass eine *Ulnaris* und eine *Radialis superficialis* bei dieser Form vorhanden sind.

ZUCKERKANDL (l. c.) hat *Lemur varius*, *Lemur mongoz*, *Lemur catta* beschrieben.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf *Lemur Macaco*, *Lemur catta* und *Stenops tardigrada*.

### Lemur Macaco.

Fig. 8.

Die Medianusschlinge liegt hoch oben in der Achselhöhle, lateral von der Arterie. Am Oberarm verläuft der *Nervus medianus* erst lateral, dann hinter der Arterie. Die *Arteria brachialis* (*a.br.*) giebt eine nicht sehr starke *Profunda* am Oberarm ab, bald darauf einen Zweig, der sich lateral vor dem Medianus zum *Biceps* begiebt (*r.b.*). Bald nach Abgabe dieses *Bicepsastes* giebt die *Brachialis* etwa in der Mitte des Oberarmes eine starke *Radialis superficialis* ab, um sich nach weiterem Verlauf vor dem *Nervus medianus* in den *Canalis supracondyl.* zu senken.

Die *Radialis superficialis* (*a.rad.s.*) quert den *Nervus medianus*, darauf den *Biceps*, wobei sie diesem einen Zweig abgiebt, und gelangt dann in die Radialrinne. Ungefähr in der Mitte des Unterarmes spaltet sie sich in einen oberflächlichen (auf der Figur allein sichtbaren) und tiefen Ast (volaren und dorsalen Ast). Der oberflächliche Ast verläuft weiter in der Radialrinne und gelangt zu dem *Interstitium interosseum metacarp. I.* Dieses durchbohrt er, nachdem er einen volaren Ast zur radialen Daumenseite abgegeben hat. Er gelangt zur Dorsalseite. Hier versorgt er ulnare Daumen und radiale Zeigefingerseite. — Der tiefe Ast liegt tief im Bindegewebe, verläuft jedoch nur durch Bindegewebe vom oberflächlichen Ast getrennt zur Sehne des *Abductor pollicis*. Unter dieser tritt er zur Dorsalfläche der Hand, theilt sich an der Basis des *Metacarpale II* in zwei Äste. Von diesen versorgt der eine die zugekehrten Seiten von Finger II und III, der andere die übrigen Finger dorsal.

Die Arteria brachialis liegt nach Durchtritt durch den Canalis supracondyloideus in der Ellenbeuge vor dem Ansatz des Biceps. Der Nerv liegt radial. Einige kleine Äste werden an die umgebende Muskulatur abgegeben. Dann erfolgt eine Theilung. Volar trennen sich Mediana und Ulnaris, dorsal wird ein Stamm abgegeben, der sofort in die Interossea zerfällt.

Die Ulnaris (*a.u.*) ist die stärkste Arterie und stellt die Hauptversorgung des Unterarmes dar. Sie gelangt sofort zum Nervus ulnaris, giebt einige kleine Ästchen an die umgebende Muskulatur und zieht ulnar vom Nervus ulnaris zur Vola.

Die Mediana ist bedeutend schwächer als die Ulnaris, sie zieht ulnar vom Nervus medianus zur Vola.

Die Interossea externa ist schwach entwickelt.

Die Interossea interna zieht zum Pronator quadratus, biegt sich unter denselben und gelangt dann distal zur Dorsalseite. Sie wird über dem Handgelenk oberflächlich. Sie vertheilt sich oberhalb des Handgelenks. An der Dorsalversorgung der Hand nimmt sie nicht Theil.

In der Vola findet sich ein typischer mediano-ulnarer Hohlhandbogen, der sehr an gewisse menschliche Varietäten erinnert. Die Ulnaris bildet hier die Hauptarterie, doch ist der Antheil der Mediana an der Blutversorgung auch nicht unbedeutend. Eine sehr feine Anastomose zwischen Radialis superficialis und Mediana konnte ich nachweisen, doch entsprach diese Anastomose nicht dem Ramus volaris superficialis arteriae radialis, sondern lag tiefer. Von dem Hohlhandbogen werden alle Finger von I ulnar bis V auf der volaren Seite versorgt.

#### Lemur catta.

Von dieser Art existirt eine Beschreibung von ZUCKERKANDL.

Die A. radialis superficialis entspringt an der Grenze des Oberarmes und verhält sich im Wesentlichen wie bei Lemur Macaco. Das Verhältniß der A. brachialis und des Nervus medianus hat schon ZUCKERKANDL hervorgehoben. Der Nerv verläßt am Oberarm die Arterie und begiebt sich in den Canalis supracondyloideus, während die Arterie über den Kanal hin fortzieht. Was die Bedeutung der Arterie betrifft, die wir wohl auf dieser Strecke kaum als eine der gewöhnlichen Brachialis homologe Bildung ansehen dürfen, so gilt das bei Nasua Gesagte.

Die ZUCKERKANDL'sche Beschreibung der Arterien von Lemur

catta kann ich bestätigen. Zur Ergänzung möchte ich hinzufügen, dass ein tiefliegender Hohlhandbogen zu Stande kommt, indem ein Zweig des dorsalen Astes der *Radialis superficialis*, der über das *Interstitium metacarpale II* zieht, sich durch dieses *Interstitium* zur *Vola* biegt und mit dem tiefen Ast der *Ulnaris* verbindet. Auch möchte ich hervorheben, dass bei *Lemur catta* ein dem menschlichen sehr ähnlicher *Arcus volaris sublimis* existirt, da ich eine deutliche Anastomose des volaren Astes der *Radialis superficialis* mit der *Ulnaris*, welche die Hauptarterie des Unterarmes darstellt, nachweisen konnte. Für die Vertheilung der *Digitales*, den Verlauf der *Interosseae* verweise ich auf die Beschreibung von *Lemur Macaco*.

Die *A. mediana* ist bei *Lemur catta* sehr rudimentär, so dass der *Ulnaris* noch weit mehr die fast ausschließliche Versorgung des Unterarmes zukommt als bei *Lemur Macaco*. Jedoch konnte ich die *Mediana* als ganz feines Ästchen bis zum Handgelenk nachweisen, und es schien mir, als ob sie auch ganz fein in den Hohlhandbogen münde. Doch konnte ich die letzte Strecke vom Handgelenk bis zum Hohlhandbogen nicht mit Sicherheit nachweisen.

Bei *Otolienus Galago* (*Galago senegalensis*) konnte ich, da das Thier nicht injicirt war, nur nachweisen, dass die *Ulnaris* die Hauptarterie des Unterarmes ist.

### *Stenops tardigrada*.

*Stenops* zeigt die ausgezeichnetsten Wundernetze am Oberarm. Die Medianusschlinge liegt hoch in der Achselhöhle. Am Oberarm wird der *Nervus medianus* gänzlich von dem Wundernetzgeflecht der *A. brachialis* bedeckt. Dieses Wundernetzgeflecht setzt sich hauptsächlich in die *Radialis superficialis* fort, die *Brachialis* wird nach Abgabe der *Radialis superficialis* mehr zu einem einheitlichen Stamm reducirt und tritt mit dem *Nervus medianus* durch das *Foramen supracondyloideum*. Vorher giebt sie noch die *Collateralis ulnaris inferior* ab, die gleichfalls noch ein Wundernetzgeflecht zeigt.

Die *Radialis superficialis* reducirt sich am Unterarm zu einem einheitlichen Gefäß, das in oberflächlichen und tiefen Ast (volaren und dorsalen Ast) zerfällt.

Die *Ulnaris* ist das Hauptgefäß des Unterarmes und liefert die Handversorgung. Sie wird von einer kleinen *A. comitans* als Rest der Wundernetzbildung begleitet.

Die Mediana ist rudimentär. Sie ist am proximalen Theil des Unterarmes sehr schwach, empfängt aber in der Mitte des Vorderarmes durch einen Ast der Radialis superficialis Verstärkung. Dennoch gelangt sie nicht zur Hand.

Die Interossea interna befindet sich in Begleitung des gleichnamigen Nerven.

Die Wundernetzbildung bei Stenops ist schon lange bekannt. Schon STANNIUS (28) erwähnt dieselbe. In GEGENBAUR's (11) Grundzügen wird die Wundernetzbildung bei Stenops ebenfalls angeführt. Für die Entstehung der Wundernetze ist meines Wissens noch keine befriedigende Erklärung gegeben. Es bietet sich für die Erklärung die Schwierigkeit, dass einzelne Formen in einer Thierklasse Wundernetze besitzen, während andere nahe Verwandte derselben Klasse, die auch in der Lebensweise übereinstimmen, kein Wundernetz haben.

### Zusammenfassung und Vergleichung.

Betrachten wir die Prosimier als Klasse für sich, so lässt sich sagen, dass der Medianatypus bei ihnen geschwunden ist, dass man vielmehr jetzt von einem Ulnaristypus reden könnte. Die Ulnaris ist bei Weitem die bedeutendste Arterie des Unterarmes und versorgt fast ausschließlich die volare Seite desselben. Doch auch in dieser Klasse findet sich verschiedene Ausbildung der Arterien. Am besten ist die Mediana noch bei Lemur Macaco ausgebildet, und hier kommt ein mediano-ulnarer Hohlhandbogen zu Stande, bei welchem jedoch die Ulnaris die Hauptrolle spielt. Der Medianabefund bei Stenops erinnert an den Befund des Truncus communicans bei Halmaturus. Bei Lemur catta ist die Mediana noch rudimentärer als bei Stenops.

Die Radialis superficialis findet sich in guter Ausbildung. Sie theilt sich in zwei Äste. Den tiefliegenden Ast bezeichnet ZUCKERKANDL direkt als Radialis profunda. Wenn damit gesagt werden soll, dass dieser Ast in seinem ganzen Verlauf der Radialis des Menschen homolog zu setzen sei, so erscheint mir diese Bezeichnung als nicht ganz treffend. Ein Gefäß, das der Radialis des Menschen homolog sein soll, muss unter allen Umständen, meiner Meinung nach, aus der Brachialis entspringen. Dass dieser Ast den Weg vorzeichnet, den die menschliche Radialis nimmt, will nicht viel sagen, das thut die Radialis superficialis vieler niederer Säugethiere in ihrer distalen Strecke auch, ich brauche beispielsweise nur



an Halmaturus zu erinnern. Aber eine Überleitung zu menschlichen Befunden wird allerdings durch den erwähnten Verlauf des Radialis-astes gegeben.

Der tiefliegende Hohlhandbogen kommt durch einen Ast der A. radialis superficialis und einen Ast der Ulnaris zu Stande. Er ist bei *Lemur catta* besprochen.

### Zusammenfassung der Ergebnisse und Vergleichung.

Nachdem wir die drei Thierklassen, deren Vertreter wir untersuchten, für sich betrachtet und bei jeder einzelnen Klasse eine vergleichende Betrachtung angestellt haben, erwächst uns die Aufgabe, die Beziehungen der drei Klassen zu einander festzustellen und zu versuchen, ob sich ein Anschluss an niedere Formen einerseits und an höhere Formen, speciell den Menschen, andererseits finden lässt. Offenbar sind ja die Medianatheilung in der Hohlhand, wie sie sich bei Beuteltieren findet und der Arcus volaris sublimis des Menschen zwei ganz verschiedene Zustände. Ich kann ZUCKERKANDL nicht zustimmen, wenn er von der Medianatheilung bei Gelegenheit der Beschreibung von *Macropus giganteus* sagt: »Diese dem Arcus volaris sublimis entsprechende Gefäßformation will ich, trotzdem hier, wie in allen folgenden Fällen ein arkadenartiger Abschluss der Arterie nicht zu Stande kommt, doch als oberflächlichen Hohlhandbogen bezeichnen, weil, wie wir sehen werden, ihre Homologie mit dem Arcus sublimis der menschlichen Hand keinem Zweifel unterliegt.« Auch später weist ZUCKERKANDL ausdrücklich auf die Homologie beider Bildungen hin. Diese Homologie ist meiner Ansicht nach nicht vorhanden. Ich will auf den bogenförmigen Abschluss kein großes Gewicht legen, aber ich glaube nicht, dass man die Endtheilung einer einzelnen Arterie der anastomosierenden Endtheilung zweier ganz verschiedener Arterien homolog setzen kann. Ich meine, hier könnte man höchstens von einer Analogie, jedenfalls nicht einer kompletten Homologie sprechen. Dass vielleicht im menschlichen Hohlhandbogen ein distaler Rest der Mediana enthalten ist, habe ich in meiner ersten Arbeit hervorgehoben, doch ist das ja eine andere Sache. Ich glaube, dass die Medianatheilung in der Vola und der Arcus volaris sublimis des Menschen zwei verschiedene Bildungen darstellen, und dass es eine Aufgabe der vergleichenden Anatomie ist, beide Zustände durch Übergangsformen zu verbinden.

In Bezug auf die Unterarmarterien stellen die Beutelhiiere unter den untersuchten drei Thierklassen den primitivsten Zustand dar. Sie haben den ausgesprochensten Medianatypus. Die Carnivoren zeigen schon eine größere Annäherung an höhere Formen, sie leiten einerseits zu den Halbaffen über, andererseits zeigen sie auch eine einseitige, für sich stehende Entwicklung von Beutelhierzuständen (Mediano-radialis). Die Halbaffen endlich bieten für das Verständnis höherer Formen Anknüpfungspunkte. Sie zeigen schon eine ausgebildete Ulnaris. Wir können wohl bemerken, dass, je mehr die Mediana reducirt wird, desto bedeutender die Ulnaris sich entwickelt, dass ein alternirendes Verhalten in der Ausbildung beider Gefäße besteht.

Die Formen mit ausgebildeter Ulnaris stehen ohne Zweifel dem Menschen näher und es lässt sich so eine Entwicklungsreihe aufstellen von dem Befund der ausgebildeten Mediana bis zu dem ihrer fast völligen Reduktion etwa in folgender Weise:

I. Ausgebildete Mediana. Medianatheilung in der Vola. Die Mediana versorgt sämtliche Finger. — Art. ulnaris fehlt oder ist außerordentlich rudimentär: *Dasyurus*, *Halmaturus*, — *Macropus Benetti* (nach ZUCKERKANDL).

II. Ausgebildete Mediana. Typische Medianatheilung in der Vola. — Ulnaris vorhanden, erreicht jedoch die Hohlhand nicht: *Mephitis*, *Galietis vittata*, — *Viverra* (nach ZUCKERKANDL).

III. Ausgebildete Mediana. Typische Medianatheilung in der Vola. A. ulnaris vorhanden, erreicht die Vola, anastomosirt mit der Mediana, so dass ein mediano-ulnarer Bogen zu Stande kommt, so jedoch, dass die Mediana bei Weitem das Hauptgefäß darstellt: *Herpestes*.

IV. Mediana reducirt. Ulnaris gut ausgebildet. In der Vola mediano-ulnarer Bogen, so jedoch, dass die Ulnaris das stärkere Gefäß darstellt: *Lemur Macaco*.

V. Die Ulnaris ist das Hauptgefäß des Unterarmes. Die sämtlichen Fingerarterien werden von der Ulnaris abgegeben. Mediana reducirt, erreicht die Hohlhand nicht: *Lemur catta*, — *Lemur varius* (nach ZUCKERKANDL), *Lemur rufus* (nach HYRTL).

Die Reihe könnte nicht vollständiger sein.

Vergleichen wir nun damit die höheren Zustände bei Affen und Menschen, so finden wir, dass der Ulnaris die Hauptrolle in der Bildung des Arcus volaris sublimis verbleibt. Es betheiligen sich an der Bildung eines Arcus volaris sublimis beim Menschen die

Radialis, bei Affen die Radialis, eventuell die Radialis superficialis. Bei niederen Affen, bei *Hapale rosalia*, *Lagothrix*<sup>1</sup> *Humboldtii* trägt die *A. radialis superficialis* zur Bildung des Hohlhandbogens bei und von diesem Hohlhandbogen werden sämtliche Fingerarterien abgegeben, während beim Menschen bekanntlich die *A. princeps pollicis* und die *A. volaris indicis radialis* aus dem tiefen Hohlhandbogen entspringen.

Denselben Befund wie der Mensch scheint der Orang darzubieten. Es fragt sich nun, wie der Befund des Menschen an die niederen Befunde angeschlossen werden kann. Man kann da zwei Möglichkeiten annehmen. Entweder war bei Vorfahren des Menschen ein solch ausgebildeter Ulnaristypus wie bei den Lemuren einmal vorhanden, sekundär gewann die Radialis — sei es nun die Radialis superficialis oder Radialis propria — Verbindung mit der Ulnaris, es bildete sich ein Zustand, wie er jetzt etwa bei *Hapale* gefunden wird. Durch Anastomose mit dem tiefen Hohlhandbogen kam dann der endgültige Zustand des Menschen zu Stande. Ich muss jedoch bemerken, dass diese Reihe unvollkommen ist, da *Hapale* kein vollkommenes Übergangsglied darstellt. Bei *Hapale* wird nämlich der Hohlhandbogen nicht durch einen Ramus volaris superf. der Radialis superf., sondern durch einen tieferen Ast gebildet, wie aus der Figur ZUCKERKANDL's hervorgeht.

Oder zweitens, es wäre möglich, dass Vorfahren des Menschen den ausgebildeten Ulnaristypus von Lemur nie besessen haben. Ich habe mit Sicherheit eine Anastomose der *A. mediana* mit einem Ramus volaris superf. art. rad. (superf.) beim Känguru nachweisen können. Dieser Ramus volaris superficialis ist also eine sehr alte Bildung. Auch die Katze ließ einen solchen Ramus vol. superf. als radialen Ast des sehr reducirten oberflächlichen Hohlhandbogens deutlich erkennen.

Stellen wir uns nun vor, dieser Ramus vol. superf. sei konstant geblieben in der Ahnenreihe des Menschen, im Übrigen sei die

---

<sup>1</sup> ZUCKERKANDL bezeichnet bei *Lagothrix Humboldtii* eine Arterie, die BAYER (5) als *Brachialis superficialis* beschrieben hat, einfach mit »Radialis«. Da ZUCKERKANDL mit »Radialis« im Allgemeinen die Radialis profunda des Menschen oder ein ihr homologes Gefäß bezeichnet, während er die *Brachialis superficialis* BAYER's Radialis superficialis nennt, so scheint hier eine Verschiedenheit der Angaben vorzuliegen. Doch geht aus der Beschreibung ZUCKERKANDL's hervor, dass es sich in diesem Falle um eine Radialis superficialis handelt, und dass sein Befund mit dem BAYER'schen vollständig übereinstimmt.

Reduktion der Mediana und das Auftreten des mediano-ulnaren Bogens in der geschilderten Weise erfolgt. Dann werden wir einen Zustand erhalten, der dem bei Lemur Macaco entspricht, wenn wir uns bei diesem Befund noch die erwähnte Anastomose des mediano-ulnaren Bogens mit dem Ramus vol. superf. hinzudenken. Von diesem Zustand ist dann leicht der menschliche abzuleiten.

Es würde für den menschlichen Zustand die Entwicklungsreihe bis Lemur Macaco gelten, von da an fehlen die Zwischenformen. Dieselben sind uns aber in menschlichen Varietäten gegeben, bei denen sich bisweilen ein mediano-ulnarer Bogen, sowie eine Anastomose dieses Bogens mit dem Ramus vol. superf. art. rad. findet. — Die Versorgung des Daumens und der radialen Zeigefingerseite durch die A. princeps pollicis und die A. volaris indicis radialis ist jedenfalls erst eine sehr späte Änderung.

Sehr interessant ist es, die thierischen Befunde mit den menschlichen Varietäten zu vergleichen. Es findet sich eine überraschende Übereinstimmung. Ich kann hierfür auf meine frühere Arbeit verweisen. Der mediano-ulnare Bogen wird häufig als menschliche Varietät gefunden, eben so ein ausgebildeter Medianatypus. — Dass man auch eine Mediano-radialis als Varietät beim Menschen findet, und welche Bedeutung diesem Befund beizumessen ist, habe ich eben so in meiner ersten Arbeit dargethan. — Unter den thierischen Befunden bin ich auf keinen Fall gestoßen, in dem die Ulnaris den größeren Theil der Finger versorgt, während die Mediana die Versorgung von Daumen und Zeigefinger (radial) beibehalten hat. Es ist dies ein für menschliche Varietäten typischer Befund. Aber es ist auch durchaus nicht zu erwarten, dass eine vollständige Entwicklungsreihe unter den Thieren sich auffinden lässt, die auch ganz der Reihe der menschlichen Varietäten entspricht. Erstens kann es sehr wohl noch Thiere geben, welche eine nähere Aufklärung verschaffen und den menschlichen Varietäten mehr entsprechen. Verhältnismäßig sind ja die Untersuchungen noch sehr lückenhaft, und wie sehr selbst nahe Verwandte unter einander verschieden sind, wird durch den verschiedenen Befund bei Lemur Macaco und Lemur catta dargethan. Dann aber brauchen auch durchaus nicht alle Übergangsformen erhalten zu sein. Man muss eben beides kombinieren, thierische Befunde und menschliche Varietäten, um sich die allmählichen Wandlungen, die der Arterienverlauf durchgemacht hat, vorzustellen.

In allen untersuchten Formen sehen wir eine Radialis super-



ficialis ausgebildet mit ganz wenigen Ausnahmen. Die Radialis superficialis ist offenbar eine sehr alte Bildung, deren Funktion später durch andere Arterien, einerseits durch die Mediano-radialis, andererseits durch die Radialis des Menschen ersetzt wurde. Bei allen von mir untersuchten Formen war die Ursprungshöhe ziemlich dieselbe, etwas unterhalb der Mitte des Oberarmes, eine Strecke oberhalb des Canalis supracondyl. in den Fällen, wo dieser vorhanden war. Bei einigen Affen entspringt nach BAYER (5) die Radialis superficialis in der Achselhöhle über der Medianusschlinge, eben so in Fällen menschlicher Varietäten nach RUGE (26). Wir können also eine A. radialis superficialis superior und inferior unterscheiden. Jedenfalls sind beide Arterienursprünge so verschieden, dass man auch die Arterien als ganz verschieden ansehen muss. Man könnte das distale Stück vielleicht in beiden Fällen als homolog ansehen und sich den verschiedenen Ursprung als durch Collateralkreislauf (RUGE) entstanden denken. Von beiden Arterien existiren beim Menschen Rudimente. Das Rudiment der A. radialis superf. inf. wird durch den Bicepsast beim Menschen repräsentirt, der etwa in der Mitte des Oberarmes quer vor dem Nervus medianus zum Biceps verläuft. Das Rudiment der A. rad. superf. super. wird durch ein kleines Ästchen, das auf der Medianusschlinge »reitet«, repräsentirt. Es ist auch nicht selten (s. BAYER, RUGE). Interessant ist der Befund des Hundes, welcher eine relativ weit distal entspringende Radialis superf. sup. besitzt. Doch bleibt es zweifelhaft, wie man sich die Verknüpfung beider Arterienarten vorstellen soll. Könnte man doch vielleicht behaupten, dass die A. rad. superf. sup. die ältere Bildung darstelle, da die Hand der Affen in mancher Beziehung niedere Zustände darstellt, als die Hand der Beuteltiere (Opponirbarkeit des Daumens). Doch wird, wenn wir die übrigen Arterienbefunde in Betracht ziehen, es allerdings wahrscheinlich, dass die A. rad. superf. inf., welche mit dem ausgebildeten Medianatypus zusammen vorkommt, die ältere Bildung darstellt. BAYER (l. c.) erwähnt die Möglichkeit, dass »wir es bei der Wanderung des Ursprungs der Gefäße mit einem doppelten Process zu thun haben«, dass wir also die drei Fälle: 1) der Rad. superf. inf., 2) der A. rad. superf. sup., 3) der menschlichen A. radialis in der gegebenen Reihenfolge, wollen wir sie nach dem Alter ordnen, anführen müssen. Er hält also auch die Rad. superf. inf. für die ältere Bildung. Ich kann dieser Ansicht nur vollkommen beistimmen.

Wir haben aus den vorliegenden Beschreibungen gesehen, dass die Radialis superficialis in den Fällen, in denen andere Arterien

für sie eintraten, eine Rückbildung erleidet. Ich will diese Entwicklung in die Form einer Tabelle zu bringen suchen, man wird aus dieser Tabelle zugleich die Entwicklungsreihe der Mediano-radialis ersehen, über die das Nöthige bei den Carnivoren gesagt ist.

Ausgebildete A. radialis superf. — Halmaturus, Dasyurus.

Reihe I.	Reihe II.
Allmähliche Ausbildung der Mediano-radialis, dabei Reduktion der Radialis superficialis.	Allmähliche Ausbildung einer Radialis profunda. Reduktion der Radialis superficialis.
1. Phalangista	1. Wombat
2. Crossarchus	2. Lemur
3a. Bär (Rad. sup. fehlt!)	3. Orang, Mensch.
3b. Katze (Mediano-radialis, Hauptgefäß des Unterarmes.)	

Die zweite Reihe ist nicht so gut wie die erste Reihe, da hier viele Übergangsformen fehlen. Man könnte diese Reihe besser aus menschlichen Varietäten bilden, bei denen in der That eine schwache Radialis superficialis bei gleichzeitig bestehender Radialis vorkommt. Haben wir doch noch im normalen menschlichen Zustand einen Rest der Radialis superficialis in dem erwähnten Bicepsast. Vielleicht füllen spätere Untersuchungen diese Lücke aus.

Was die Ulnaris betrifft, so ist schon in Verbindung mit der Mediana vorhin das Nöthige gesagt worden.

Die Interosseae bieten wegen ihres ziemlich gleichartigen Verhaltens bei allen Säugethierformen ein geringeres Interesse. Sehr gleichartig ist die Interossea externa, die stets sofort die Membran durchbohrt und sich an den Muskeln der Streckseite vertheilt.

Die Interossea interna zeigt schon größere Verschiedenheiten. Doch lässt sich aus den Säugethierklassen keine vergleichend anatomische Reihe für ihre Entwicklung oder Reduktion aufstellen wie für Ulnaris und Mediana. Die Interossea zeigt sich schon innerhalb der Beutelhierre verschieden stark. Bei *Macropus giganteus* bildet sie eine tiefe Hohlhandtheilung (ZUCKERKANDL). Eine gleich starke Ausbildung findet sich beim Hund. In anderen Fällen betheiligt sich die Interossea an der dorsalen Fingerversorgung. Im Allgemeinen aber behält sie einen sehr gleichartigen Typus durch

sämmtliche Säugethierklassen hindurch. Mit Recht sieht hierin ZUCKERKANDL einen Beweis für das hohe Alter der Interossea. Es ist ihm gelungen nachzuweisen, dass die Interossea das Stammgefäß des Unterarmes bei Reptilien und Amphibien ist. Jedenfalls haben also die Säugethiere Vorfahren mit »Interosseatypus« besessen, und man wird die starke Ausbildung dieser Arterie bei einzelnen Formen entweder als atavistischen Befund zu deuten haben, oder man muss annehmen, dass es sich um eine für die Art charakteristische Weiterbildung, die keine allgemeine morphologische Bedeutung hat, handelt. Interessant sind die Untersuchungen von J. JANOSIK (17) an menschlichen Embryonen. Der genannte Forscher will für solche die A. mediana als Hauptgefäß des Unterarmes nachgewiesen haben. ZUCKERKANDL widerspricht ihm und hält auf Grund seiner Untersuchungen an Kaninchenembryonen den Interosseatypus auch für menschliche Embryonen für das Wahrscheinliche.

Was den tiefen Hohlhandbogen anbetrifft, so lässt sich nach meinen Untersuchungen bis jetzt keine zum Menschen führende Reihe aufstellen. Bisweilen versorgt die Interossea die tiefen Schichten der Vola, oft fehlt überhaupt eine tiefe Hohlhandversorgung und wir finden eine dorsale Fingerversorgung. Eine Art von tiefem Hohlhandbogen findet sich bei den Halbaffen, doch entspricht er nicht ganz dem menschlichen, wohl aber stellt er eine Vorstufe des menschlichen Befundes dar. Jedenfalls scheinen mir die Verhältnisse des tiefen Hohlhandbogens noch nicht hinreichend klar.

Die dorsale Fingerversorgung ist bei vielen Formen unter Beutlern und Carnivoren verbreitet. Meist betheiligen sich an der dorsalen Fingerversorgung Radialis superficialis (Halmaturus) und Interossea (Phalangista), bisweilen auch die Ulnaris (Herpestes).

Den Canalis supracondyloideus vermisste ich unter den von mir untersuchten Formen nur bei Dasyurus und Canis. Ich kam hier nicht auf die Bedeutung des Canalis supracondyloideus, sowie auf seinen Einfluss auf die Arterienlagerung eingehen<sup>1</sup>. Kurz möchte ich noch einmal an den Befund von Nasua und Lemur catta erinnern. Ich habe bereits bei der Beschreibung von Nasua darauf hingewiesen, dass das Stück der vor dem Canalis supracond. verlaufenden Arterie nicht einer Brachialis im eigentlichen Sinne homolog zu setzen ist.

Das Gebiet, das ich soeben zum Theil behandelt habe, ist ein weit

---

<sup>1</sup> Ich verweise hier speciell auf die im Litteraturverzeichnis angeführte Arbeit von RUGE.

umfassendes, das noch lange nicht erschöpft erscheint. Außer der Entstehung des tiefen Hohlhandbogens giebt es noch manche andere Punkte, die der Aufklärung bedürfen. So müsste das Verhalten der oberflächlichen Äste der A. radialis superf. noch genauer verfolgt werden, die mitunter, wie ich es für *Halmaturus* und *Stenops* beschrieben habe, mit der A. mediana anastomosiren. Die Verhältnisse der Collateralis ulnaris, der Profunda brachii, verdienen ebenfalls noch nähere Prüfung. Die Abhängigkeit der Extremitätenarterien in ihrem Verlauf von dem Verlauf der Nerven bedürfte ebenfalls einer zusammenfassenden Prüfung. Es fragt sich, wie diese Beziehung von Arterien und Nerven zu erklären ist. So lassen sich noch zahlreiche Fragen aufwerfen und bieten der weiteren Untersuchung ein geräumiges Feld.

---

Diese Arbeit wurde im anatomischen Institut zu Heidelberg ausgeführt. Ich möchte nicht verfehlen, Herrn Geheimrath Prof. GEGENBAUR für die Überlassung des Materials, sowie Herrn Professor Dr. KLAATSCH für manchen willkommenen Rath bei der Anfertigung dieser Arbeit, hiermit meinen besten Dank öffentlich auszusprechen.

---

### Litteraturverzeichnis.

---

- 1) BARKOW, Komparative Morphologie. Breslau 1862.
- 2) — Die Blutgefäße, insbesondere die Arterien des Menschen. Fol. Breslau 1866.
- 3) — — in: MECKEL's Archiv für Anatomie und Physiologie. Bd. IV (mir nicht zugänglich).
- 4) — Disquisitiones circa originem et decursum arteriarum mammalium. Leipzig 1829.
- 5) L. BAYER, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Oberarmarterien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. Heft 1. Inaugural-Dissertation.
- 6) G. CUVIER, Leçons d'anatomie comparée. Tom. VI.
- 7) W. ELLENBERGER und H. BAUM, Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
- 8) ELLENBERGER, Die Anastomosen zwischen der A. radialis und A. ulnaris beim Hunde. Deutsche Zeitschrift für Thiermedizin und vergleichende Pathologie. Bd. XVI. Heft 3, 4.
- 9) L. FRANK, Handbuch der Anatomie der Hausthiere. 3. Aufl. Von P. MARTIN. Stuttgart 1892.



- 10) C. GEGENBAUR, Handbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig (5. Aufl.) 1892.
- 11) — Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1870.
- 12) — Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1878.
- 13) W. GRUBER, Zur Anatomie der A. radialis. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1864.
- 14) GURLT, Anatomische Abbildungen der Haussäugethiere mit erläuterndem Text.
- 15) J. HYRTL, Neue Wundernetze und Gefäße etc. in: Denkschriften der kaiserl. Akademie. Bd. XXII. Wien 1864.
- 16) — Das arterielle Gefäßsystem der Monotremen. Denkschriften der Akademie zu Wien. Bd. V. Wien 1853.
- 17) J. JANOSIK, Sur les vaisseaux sanguins et les nerfs des membres supérieurs chez l'homme et chez quelques autres animaux. Prag 1891. Französ. Résumé.
- 18) KADYI, in: Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. Wien 1892 (war mir nicht zugänglich).
- 19) H. KLAATSCH, Über Marsupialrudimente bei Placentaliern. Morph. Jahrbuch. Bd. XX. 1893.
- 20) W. KRAUSE, in: J. HENLE's Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bd. III. Braunschweig 1876—1879.
- 21) LEISERING und C. MÜLLER, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugethiere. Berlin 1885.
- 22) LEYH, Handbuch der Anatomie der Haussäugethiere. Stuttgart 1850.
- 23) MECKEL, System der vergleichenden Anatomie. Bd. V. Halle 1821—1833.
- 24) F. MÜLLER, Lehrbuch der Anatomie der Haussäugethiere. Wien 1885.
- 25) R. QUAIN, The anatomy of the arteries of the human body etc. London 1844.
- 26) G. RUGE, Beiträge zur Gefäßlehre des Menschen. Morph. Jahrbuch. Bd. IX.
- 27) E. SCHWALBE, Über die Varietäten der menschlichen A. mediana in ihrer atavistischen Bedeutung. Inaugural-Dissertation. Heidelberg 1895.
- 28) H. STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, als zweiter Band von: v. SIEBOLD und STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin 1846.
- 29) TIEDEMANN, Tabulae arter. Karlsruhe 1822.
- 30) R. WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1893.
- 31) E. ZUCKERKANDL, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes. Anatomische Hefte von MERKEL und BONNET. 1894.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXVI und XXVII.

#### Mehrfach gebrauchte Bezeichnungen.

##### Arterien.

*a.c.u.s.* Art. collateralis ulnaris superior,  
*a.c.u.i.* Art. collateralis ulnaris inferior,  
*a.br.* Art. brachialis,  
*a.pr.br.* Art. profunda brachii,  
*a.rad.s.* Art. radialis superficialis,  
*a.m.* Art. mediana,  
*a.u.* Art. ulnaris,  
*a.m.r.* Art. mediano-radialis,  
*r.m.r.* Ramus mediano-radialis.

##### Nerven.

*n.m.* Nervus medianus,

*n.u.* Nervus ulnaris,  
*n.r.* Nervus radialis.

##### Muskeln.

*bi.* Musc. biceps,  
*lat.d.* Latissimus dorsi,  
*d.p.* Musc. deltoideo-pectoralis,  
*anc.V.* Musc. anconaeus quintus,  
*pr.t.* Musc. pronator teres,  
*flex.u.* ulnare Flexorengruppe,  
*flex.digg.* Musc. flexor digitorum,  
*abd.poll.* Musc. abductor pollicis.

*t.c.supr.* Tegmentum canalis supracond.

#### Allgemeine Bemerkung.

Die Muskeln der Hand sind nicht einzeln dargestellt, um das Bild nicht zu compliciren.

- Fig. 1. *Dasyurus maugei*. Oberflächenpräparat des Unterarmes. *n.m.s.* oberflächlicher Nerv, wahrscheinlich dem *Cutaneus brachii int. major* entsprechend.
- Fig. 2. *Dasyurus maugei*. Tiefere Arterien. *Pronator teres* durchschnitten.
- Fig. 3. *Halmaturus ulabatus*.
- Fig. 4. *Phalangista vulpina*.
- Fig. 5. *Crossarchus fasciatus*.
- Fig. 6. *Herpestes griseus*. *a.an.* Art. anconaea.
- Fig. 7. *Arcititis binturong*.
- Fig. 8. *Lemur Macaco*. *r.b.* Ramus bicipitalis.







Fig. 1.

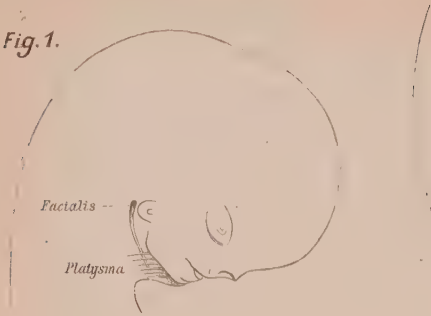


Fig. 2.

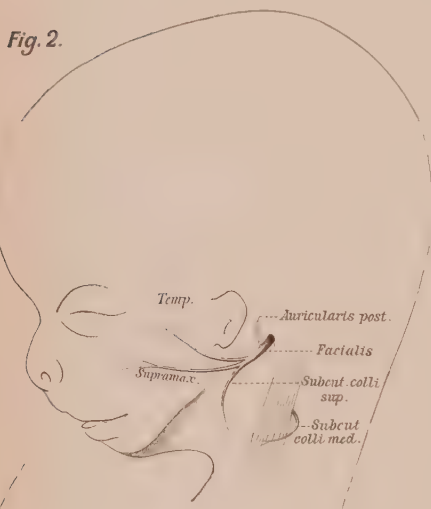


Fig. 4.

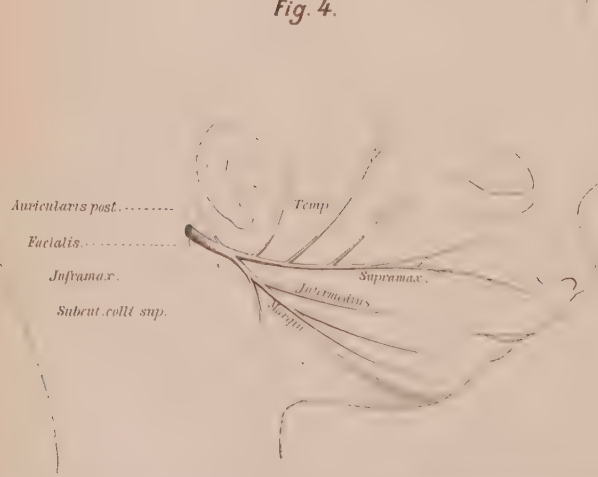


Fig. 6.

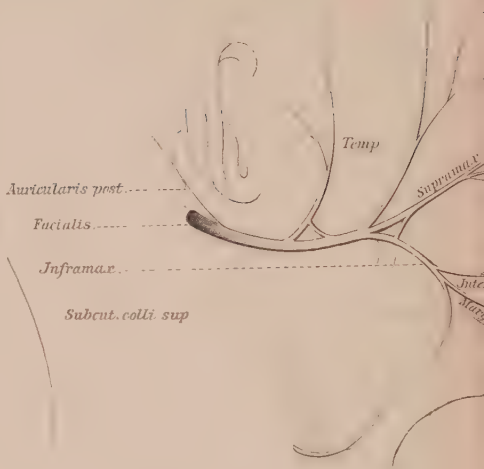


Fig. 5.

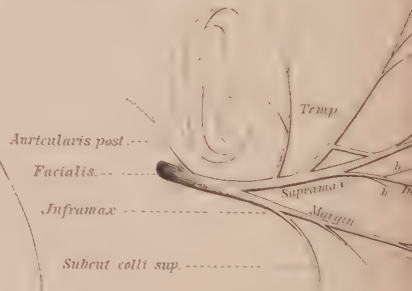


Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 3.

... Auricularis post.  
 ..... Facialis  
 - Subcut. colli sup.







Fig. 9.

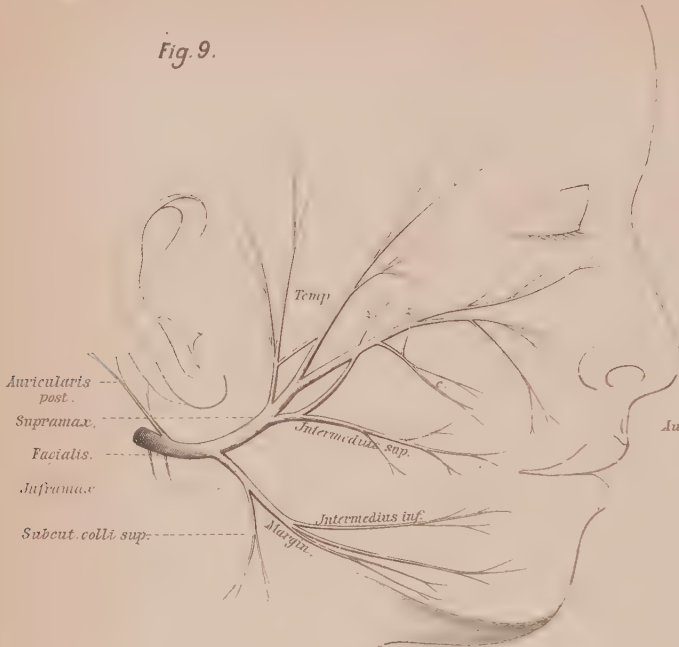


Fig. 11.

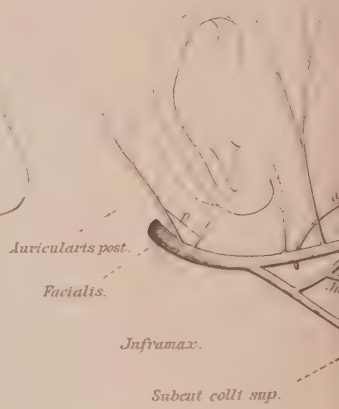


Fig. 10.

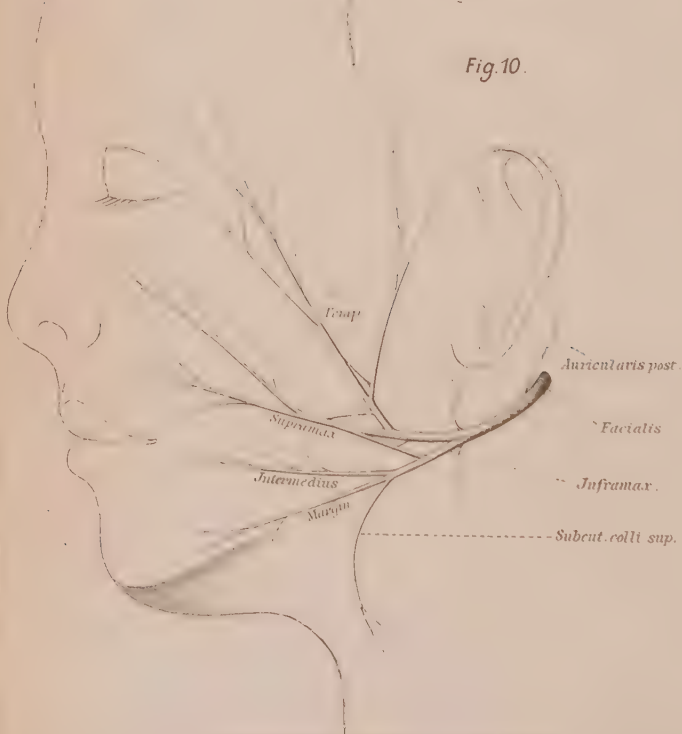


Fig 14

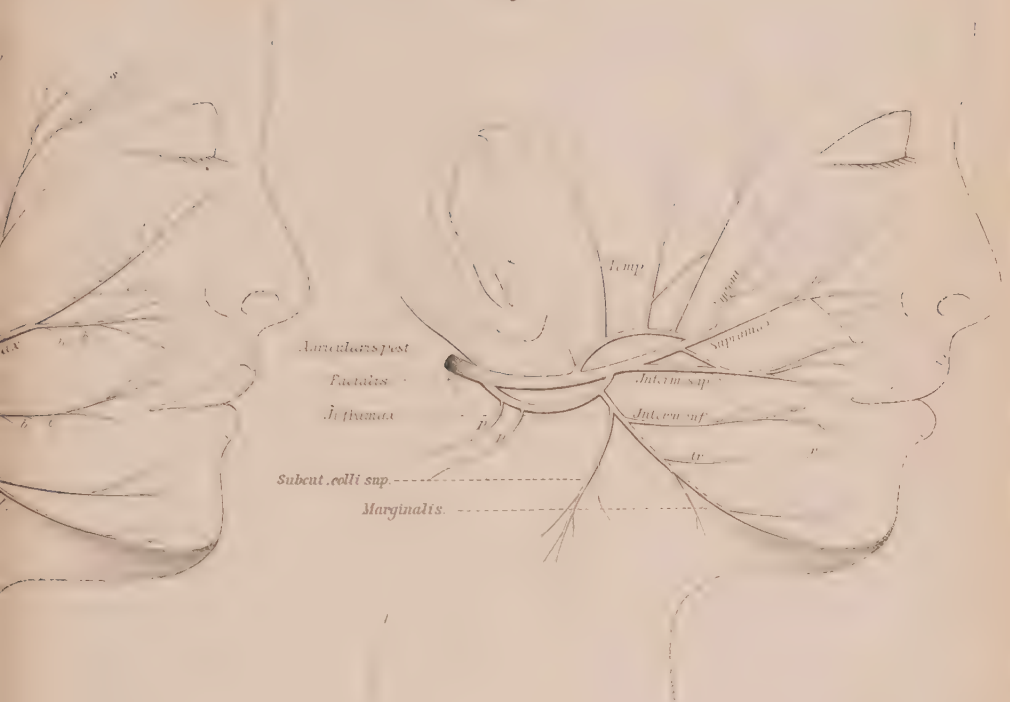


Fig. 12.



Fig. 13.

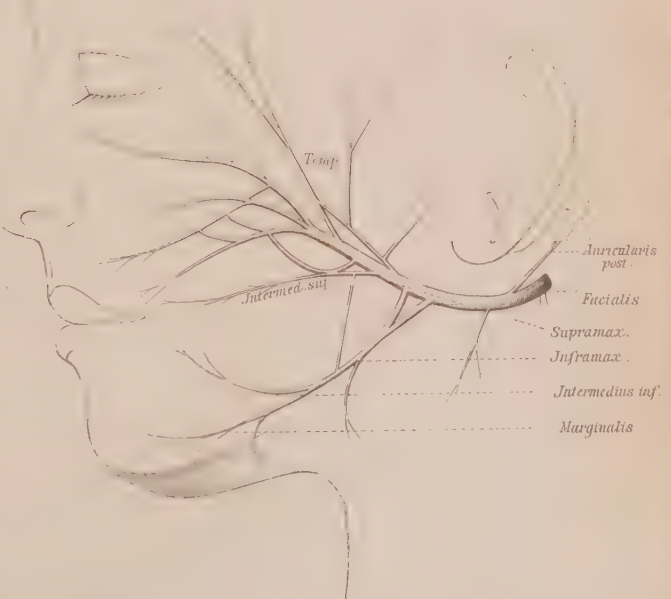








Fig. 15.

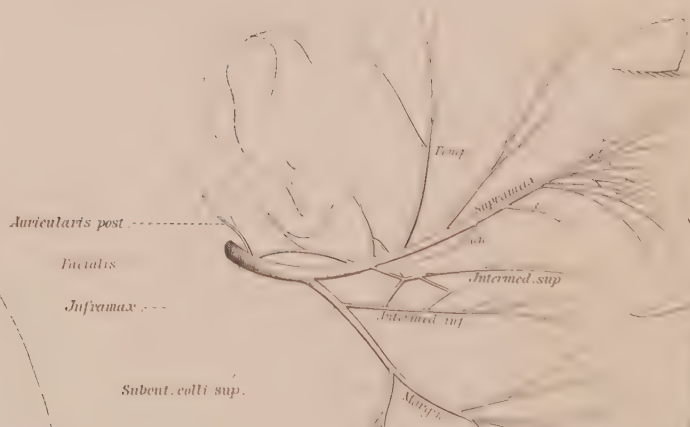
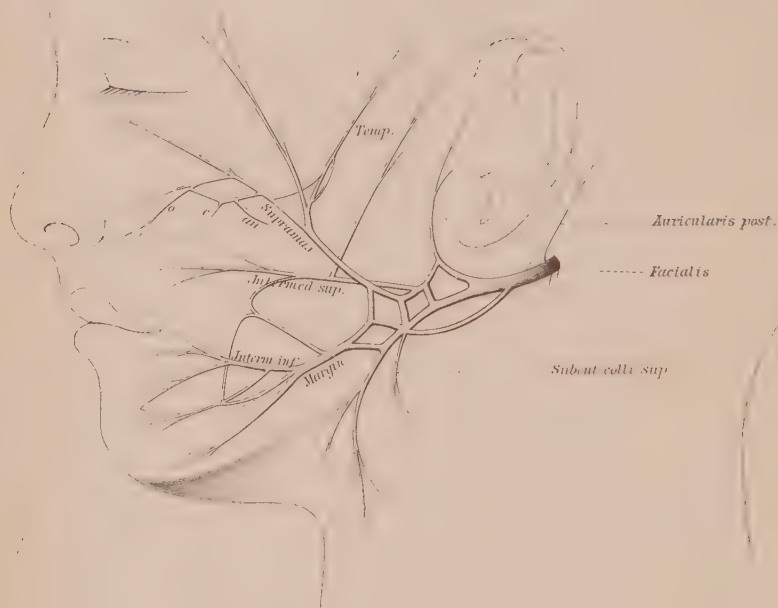
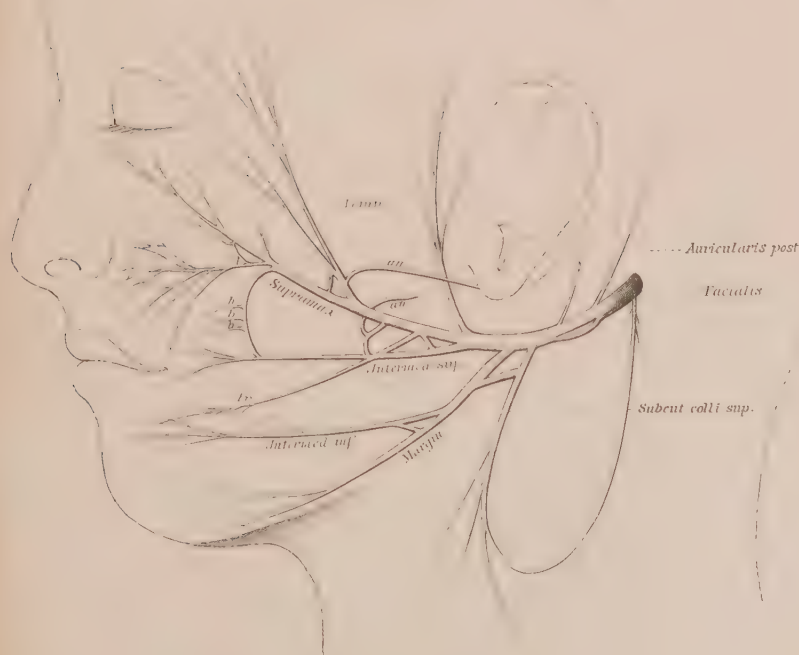
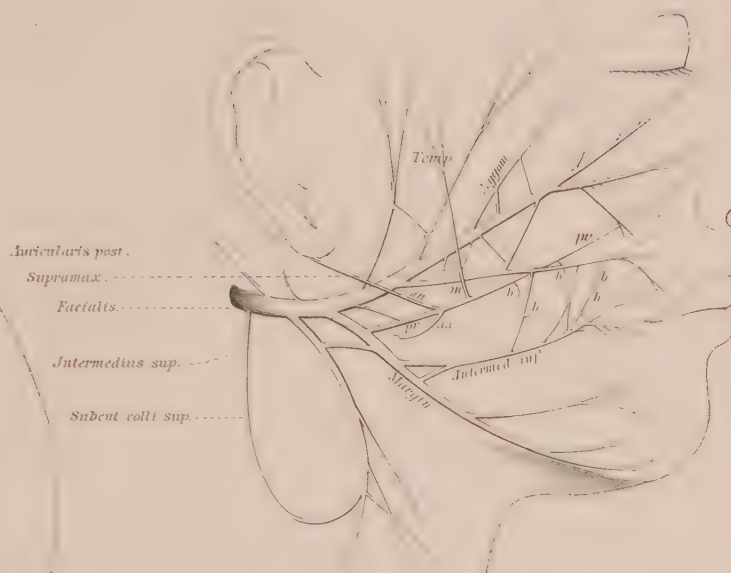


Fig. 16.

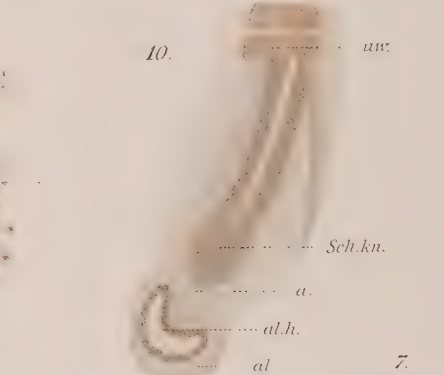
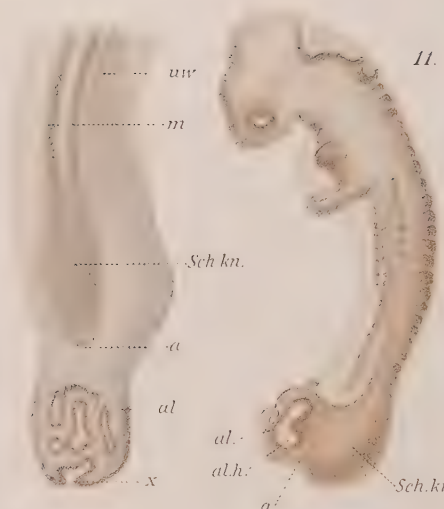
Fig. 17.



..... Auricularis post  
Facialis  
Subcut colli sup.

Fig. 18.







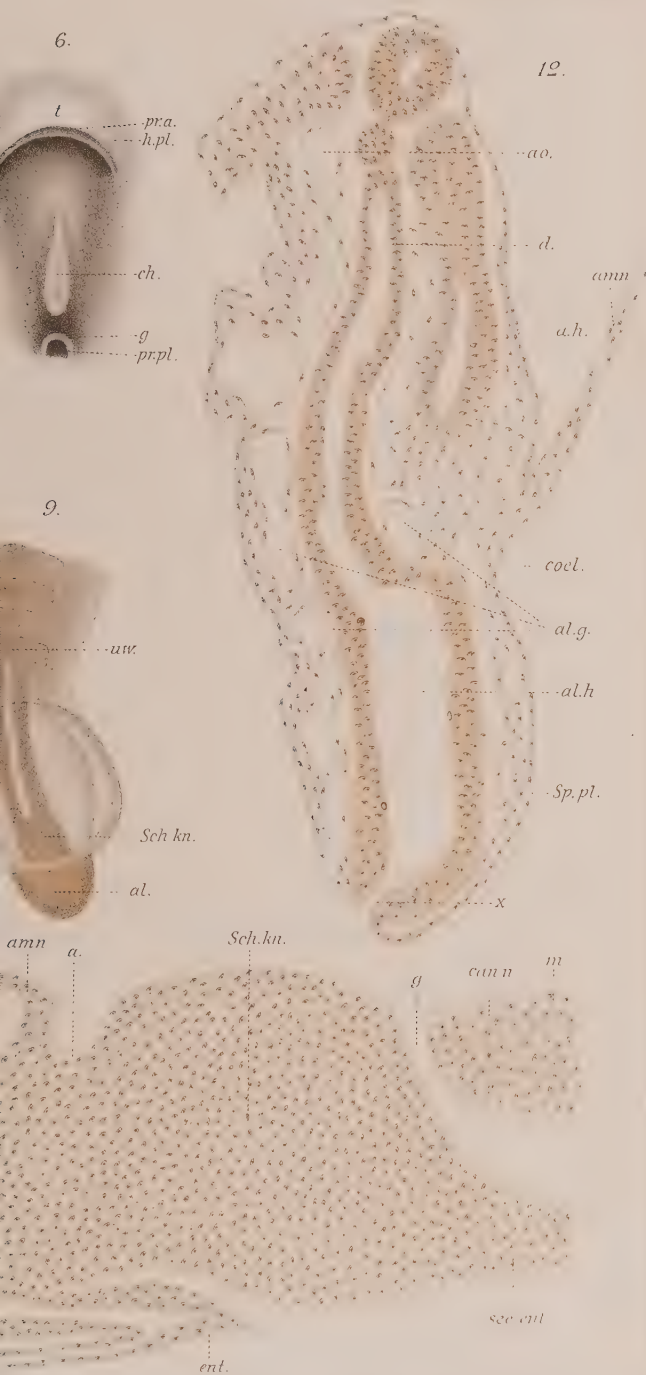




Fig. 1.

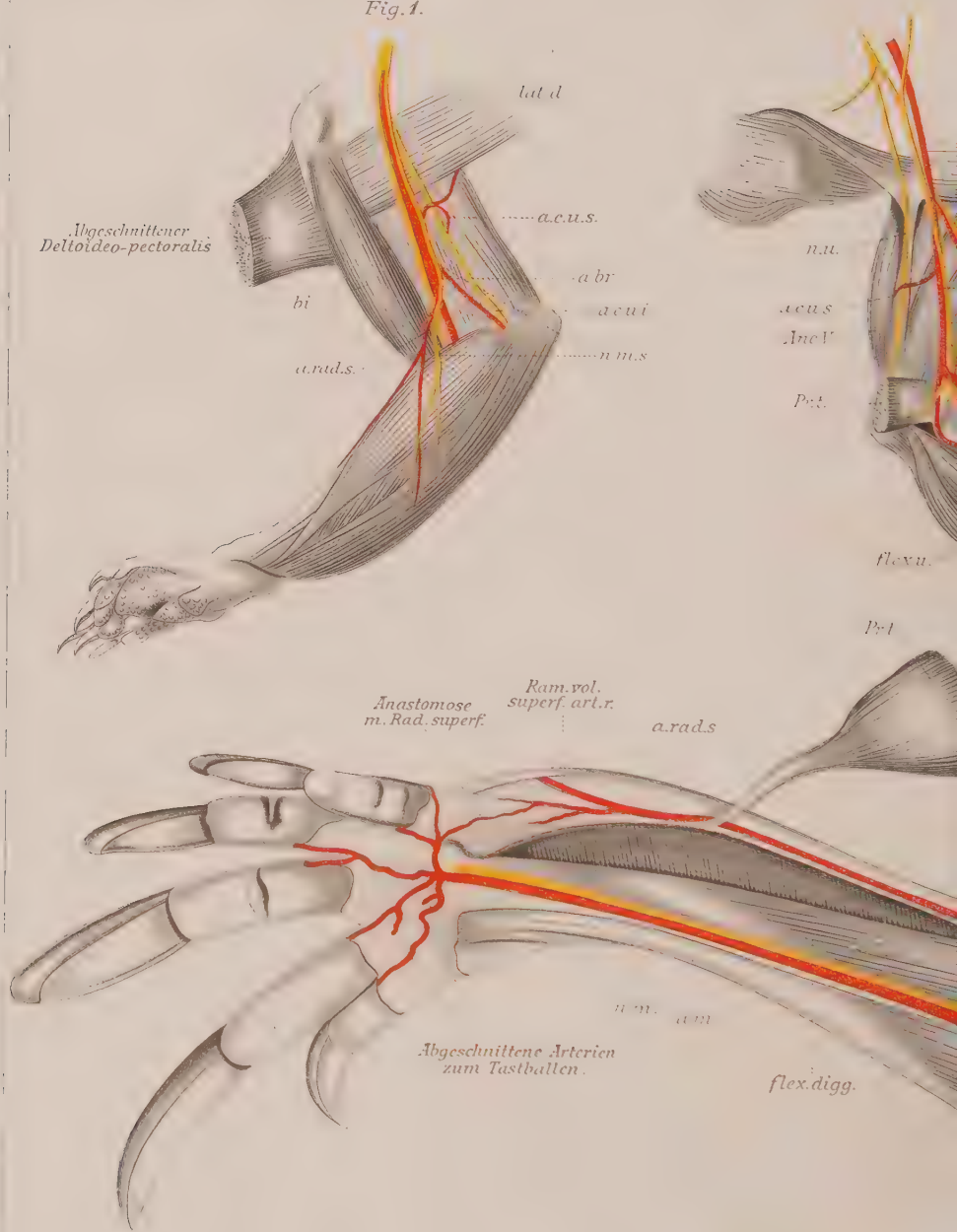


Fig. 4.

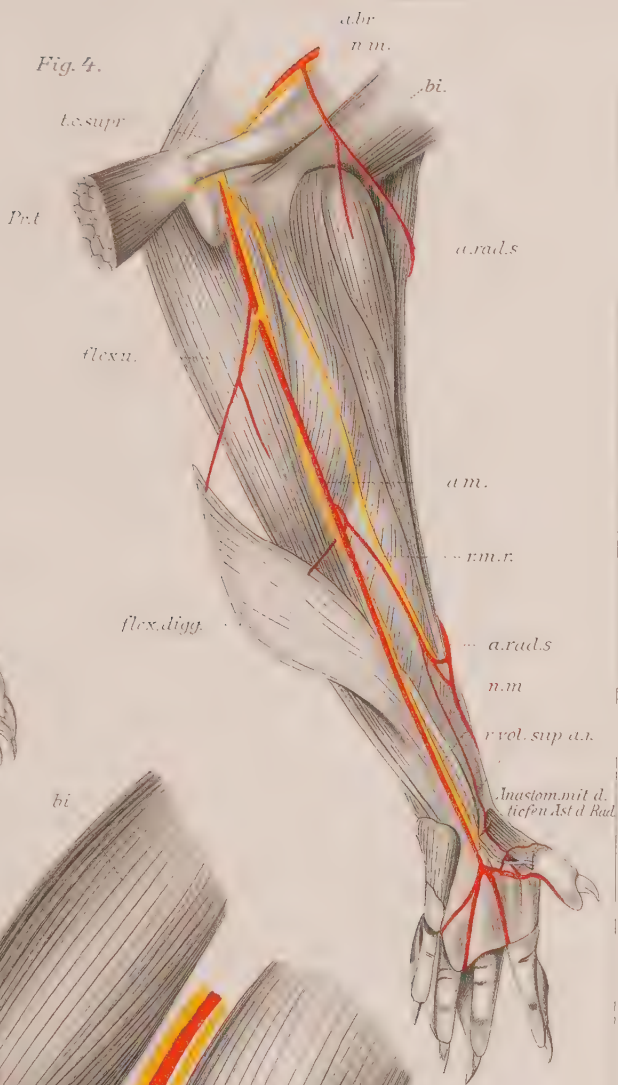


Fig. 5.

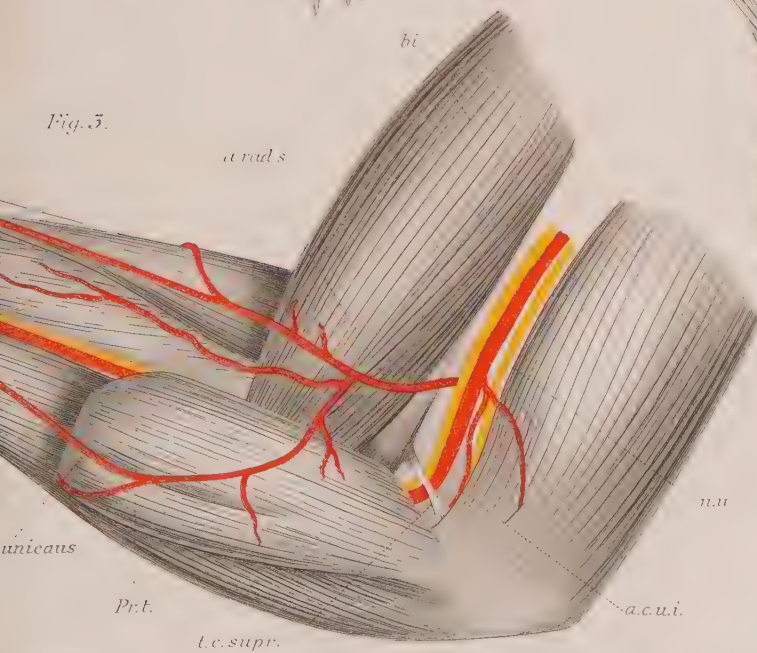








Fig. 5.

Fig. 6.



Fig. 7

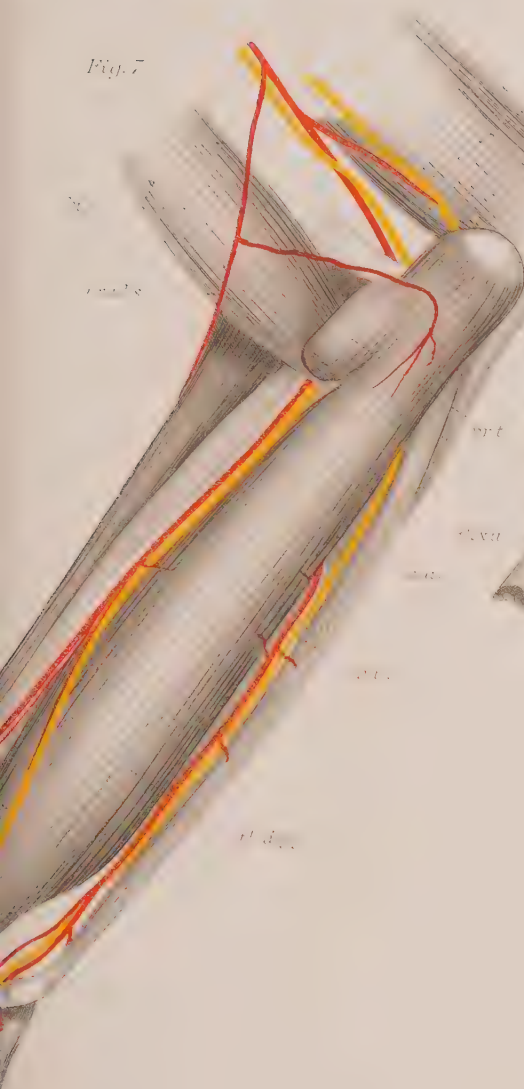
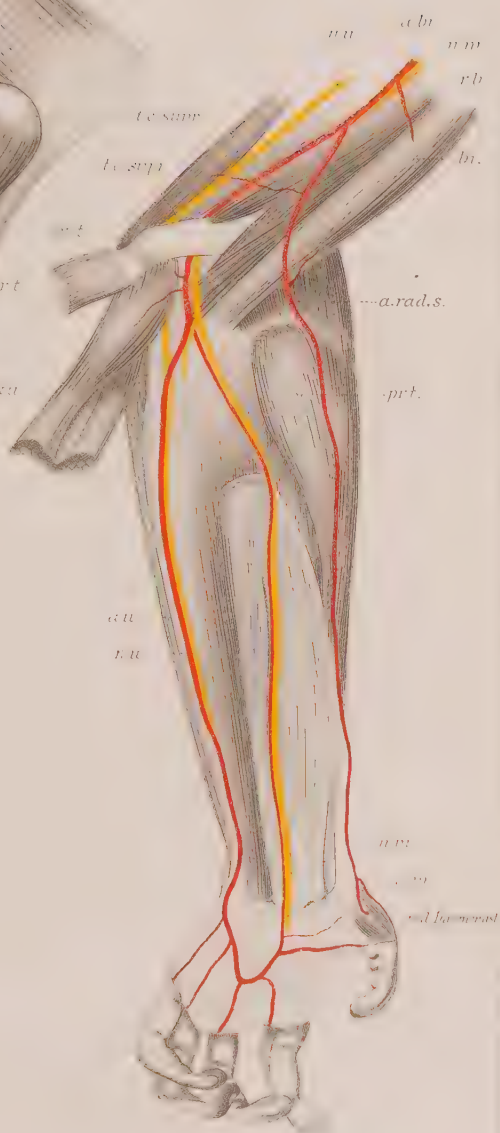


Fig. 8.







# Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung.

Von

**Dr. med. O. Seydel,**

Lektor der Anatomie an der Universität Amsterdam.

---

Mit 22 Figuren im Text.

---

Bis in die neueste Zeit hinein ist das JACOBSON'sche Organ der Wirbelthiere ein Gegenstand der Forschung gewesen und die Litteratur über dasselbe ist eine recht umfangreiche. Bei Amphibien, Reptilien und Säugethieren wurde dasselbe aufgefunden und in seiner Anordnung, seinem gröberen und feineren Bau und in seiner Entwicklung untersucht. Die Menge der Thatsachen, die im Laufe der Jahre von vielen Forschern zusammengetragen wurden, ist groß, aber trotzdem sind wir noch weit von dem morphologischen Verständnis des Organs entfernt. Findet sich doch nirgends in der Litteratur der Versuch einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Formzustände, in denen das Organ in den einzelnen Thiergruppen erscheint. Die Homologie desselben in der Wirbelthierreihe wird als bewiesen erachtet zunächst durch das übereinstimmende Verhalten, welches das Organ bei den verschiedenen Thierformen in seiner ersten ontogenetischen Anlage erkennen lässt. Allenthalben entsteht dasselbe als eine blindsackartige Ausstülpung der medialen Wand der (primitiven) Nasenhöhle. Das zweite Moment, auf welches sich die Beweisführung stützt, ist dem Charakter des fertigen Organs entnommen. Es stellt sich als Sinnesorgan dar, welches durch die Beziehung zum N. olfactorius und durch die Ähnlichkeit seines specifischen Epithels mit dem Sinnesepithel der Regio olfactoria als ein Nebenapparat der Nasenhöhle erscheint. Man bezeichnet es desshalb auch mit Recht als accessorisches Geruchsorgan. Sicherlich sind in diesen Thatsachen Momente gegeben, die für die morphologische Beurtheilung des Organs direkt

und in positivem Sinne verwerthbar sind. Aber die Aufgabe ist doch damit noch lange nicht erschöpft. Bei der bisher geübten Betrachtungsweise werden eigentlich nur die Punkte der Übereinstimmung — und oft genug in recht kritikloser Weise — hervorgehoben, während die weitgehenden Differenzen, die das Organ im ausgebildeten Zustande aufweist, unberücksichtigt bleiben. Aber gerade auf diese, für die einzelnen Thiergruppen charakteristischen Unterschiede ist bei der morphologischen Betrachtung der Schwerpunkt zu legen. Es wäre der Versuch zu machen, durch eine Vergleichung der verschiedenen Formzustände des Organs den Modus aufzuklären, nach welchem sie phylogenetisch entstanden sind, und den Ursachen nachzugehen, welche die verschiedene Ausgestaltung bedingen.

Bei der Beantwortung dieser Fragen kann die Untersuchung nicht auf das JACOBSON'sche Organ allein beschränkt bleiben; sind doch eine ganze Reihe charakteristischer Merkmale gerade in den verschiedenen Beziehungen zu Nachbarorganen gegeben. Bei Amphibien, wo sich das JACOBSON'sche Organ allgemein als ein Theil der Nasenhöhle darstellt, musste die ganze Konfiguration der letzteren in Betracht gezogen werden; im Hinblick auf die Verhältnisse bei Amnioten war auch die Beschaffenheit des Mundhöhlendaches, im Speciellen die Form und Lage der Choanen zu berücksichtigen. Bei Reptilien und Säugethieren ist das Organ von der Nasenhöhle abgeschnürt und zur Mundhöhle in engere Beziehung getreten. Um die speciellen Verhältnisse klar zu legen, wäre der Modus, wie sich in beiden Gruppen der Abschluss des Cavum nasale gegen das Cavum oris vollzieht, und die Bildungsweise des sekundären knöchernen Gaumens mit in Betracht zu ziehen.

Der vorliegende Aufsatz beschäftigt sich mit dem JACOBSON'schen Organ der Amphibien. Die Amphibien sind bis jetzt die niedrigsten Thierformen, bei denen ein JACOBSON'sches Organ mit Sicherheit nachgewiesen wurde; bei einigen ihrer primitivsten Vertreter fehlt dasselbe. Es drängt sich daher die Frage in den Vordergrund, ob wir nicht aus den verschiedenen Zuständen des Organs, wie sie sich in dieser Gruppe bieten, einen Einblick in die phylogenetische Entstehungsgeschichte desselben gewinnen können. Weiterhin wäre die Frage zu untersuchen, ob die verschiedenen Formzustände, in denen das Organ in den einzelnen Abtheilungen dieser Klasse erscheint, sich auf einander beziehen lassen, und eventuell, wie sie von einander ableitbar sind. Endlich wäre das Verhalten des JACOBSON'schen Organs zur sogenannten Kieferhöhle der Am-

phibien in Betracht zu ziehen, und die Frage zu diskutieren, ob diese thatsächlich mit der Kieferhöhle der Säugethiere zu homologisiren ist; findet sich doch in der Litteratur wiederholt die Meinung ausgesprochen, das JACOBSON'sche Organ habe den Anlass zur Entstehung dieses Sinus gegeben.

Ich stütze mich im Folgenden meist auf eigene Untersuchungen, da die Darstellungen in der Litteratur, von anderen Gesichtspunkten aus unternommen, oft gerade solche Punkte nicht berücksichtigen, die für mich von Werth sind. Auf die Gefahr hin, mir den Vorwurf zuzuziehen, dass ich Bekanntes wiederhole, gebe ich doch eine genaue Darstellung meiner Befunde in der Überzeugung, dass die zusammenhängende Vorführung derselben für das Verständnis meiner Schlussfolgerungen wünschenswerth und nothwendig sei. Dabei wird die Litteratur nach bestem Wissen berücksichtigt werden.

## Befunde und Vergleichung.

### I. Perennibranchiaten.

*Proteus* (Fig. 1 A—G)<sup>1</sup>.

Die Nasenhöhle von *Proteus* zeigt einen äußerst einfachen Bau. Sie stellt ein rundliches Rohr dar, das am vorderen und hinteren<sup>2</sup> Ende kuppelförmig abgeschlossen ist. Dicht am vorderen Ende des Rohres und zwar an seinem Boden öffnet sich in dasselbe der Einführungsgang der Nasenhöhle (Fig. 1 A). Derselbe ist spaltförmig und steigt von unten und lateral nach oben und medial gegen den Boden des Geruchssackes an; er ist außerdem noch nach hinten gerichtet. Seine Wandung trägt ein mehrfach geschichtetes Epithel, dessen oberflächlichste Zellen abgeplattet sind. Die schräg nach hinten aufsteigende Richtung des Einführungsganges bedingt es, dass das indifferente Epithel desselben sich am Boden des eigentlichen

<sup>1</sup> Sämmtliche die Nasenhöhle betreffenden Figuren sind nach Frontalschnittserien mit der Camera gezeichnet; sie sind nur in der Ausführung schematisch gehalten. Knorpel schwarz; Knochen punktirt; das Sinnesepithel ist durch Strichelung angegeben, indifferentes Epithel einfach durch die Kontourlinie dargestellt. Die BOWMAN'schen Drüsen sind meist in die Zeichnungen nicht eingetragen.

<sup>2</sup> Bei der Beschreibung denke ich mir den Kopf so orientirt, dass die Gaumenfläche horizontal steht, eine Stellung, die im Allgemeinen mit der gewöhnlichen Haltung übereinstimmen wird; ich gebrauche dann die Bezeichnungen vorn, hinten, oben, unten im landläufigen Sinne.



Geruchssackes noch eine Strecke weit nach hinten ausdehnt (Fig. 1 *B, C, resp.*). — Der eigentliche Geruchssack ist mit Riechepithel ausgekleidet, welches in typischer Weise die bekannte knospenförmige Anordnung erkennen lässt. Vorn ist das Riechepithel gegen das indifferente Epithel des Einführungsganges scharf abgegrenzt. Im mittleren Theil der Nasenhöhle überzieht das Sinnesepithel die ganze Cirkumferenz der Wandung (Fig. 1 *D, E*). Erst weiter nach hinten, kurz vor der Apertura interna, tritt am Boden des Geruchssackes wiederum ein Streifen von indifferentem Epithel auf (Fig. 1 *F, resp.*), der sich nach der Apertura nasalis interna zu verbreitert, um am Rande derselben in das Epithel der Mundhöhle umzubiegen. Die Apertura nasalis interna ist ein ovales, im Boden der Nasenhöhle liegendes Loch; an der nach oben gerichteten Begrenzung desselben und zwar am hinteren und den beiden seitlichen Rändern grenzt sich das Epithel der Regio olfactoria scharf von dem indifferenten Epithel ab, das von der Mundhöhle her in die Öffnung eindringt (Fig. 1 *G*).

Das Lumen der eigentlichen Nasenhöhle war an meinem Objekte äußerst eng. Es stellt einen Spalt dar, der im vorderen Abschnitt senkrecht gestellt ist und nach hinten zu allmählich eine horizontale Lage annimmt.

Der Riechschleimhaut selbst fehlen Drüsenbildungen (vgl. BLAUE (4)<sup>1</sup> pag. 287). Nur in der Mitte der Länge des Geruchssackes, an der medialen Wand, fand ich einen kleinen unbedeutenden Drüsenschlauch, welcher im Bereiche des Riechepithels ausmündet (Fig. 1 *E*

Fig. 1 A.

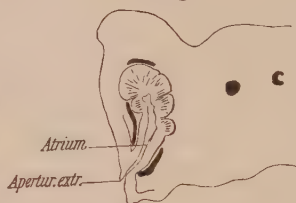


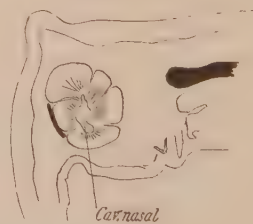
Fig. 1 B.



Fig. 1 C.



Fig. 1 D.



*Proteus anguineus.*

<sup>1</sup> Die hinter den Autorennamen stehenden eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf das Litteraturverzeichnis am Ende der Arbeit.

bei *Gl*). An der Grenze zwischen Atrium und Haut münden mehrere Drüenschläuche; eine genaue Darstellung ihrer Anordnung findet sich bei OPPEL (27). Unsere Befunde stimmen im Allgemeinen überein; nur dehnen sich an meinem Objekt die Drüenschläuche höchstens bis zur Mitte der Nasenhöhle nach hinten aus, während sie OPPEL bis zum rudimentären Auge hin verfolgen konnte.

Hervorheben möchte ich gegenüber OPPEL, dass ich an meinem Exemplar von einem Thränenkanal keine Spur nachweisen konnte. Auch kann ich ihm in der Deutung seiner Befunde nicht beipflichten, spreche vielmehr den gegen das Auge verlaufenden, blind endenden Schlauch, den er als Thränenkanal auffasst, eben so wie die benachbarten Schläuche als Drüse an, und zwar aus folgenden Gründen. Einmal liegt in der Figur, die OPPEL giebt, das blinde Ende des Schlauches medial von dem rudimentären Auge (vgl. 4, Taf. XXVIII Fig. 8); während man doch mindestens erwarten sollte, dass sich dasselbe der Oberfläche nähern müsste, wenn es sich wirklich um einen Thränenkanal handelte. Der zweite Grund ist in der Lage der Mündung des Schlauches gegeben. Nach OPPEL's genauer Angabe, die ich bestätigen kann, findet sich dieselbe an der Grenze des Atriums gegen die Haut, genau wie die der übrigen benachbarten Schläuche; also eigentlich bereits außerhalb des Cavum nasale. Wo auch ein Thränenkanal existiert, und wie er sich auch im Speziellen verhalten mag, gerade an dieser Stelle findet sich nirgends seine Mündung.

Das Knorpelskelet der Nasenregion zeigt sich sehr unvollständig. Es ist beschränkt auf zwei medial von den Riuchsäcken liegende Balken, Fortsetzungen der Trabeculae cranii, die sich nach vorn bis

Fig. 1 E.



Fig. 1 F.

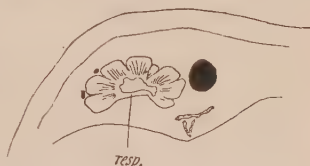


Fig. 1 G<sup>1</sup>.



*Proteus anguineus*. Frontalschnitte durch die Nasenregion des Kopfes. Vergr. ca. 15:1.

<sup>1</sup> An Fig. 1 G ist die mediale Begrenzung der Choane in Ausdehnung der punktierten Linie ergänzt, weil das Präparat an der Stelle defekt war.

in die Schnauzenspitze verfolgen lassen. Dazu kommt noch jenes Gitterwerk von feinen Knorpelstäben, das bereits von LEYDIG (25) beschrieben wurde, und auch von WIEDERSHEIM (40) erwähnt wird. Dasselbe lagert direkt den Wandungen des Geruchssackes an, und umfaßt das vordere Ende desselben mit einer kleinen Kuppel, die auch zu der Apertura nasalis externa als Stütze in Beziehung tritt. Von einer specielleren Untersuchung desselben wurde Abstand genommen.

Proteus entbehrt demnach eines JACOBSON'schen Organs vollständig. Ferner ist das Verhalten der Schleimhaut des Geruchssackes hervorzuheben. Das indifferente Epithel tritt in seiner Ausbreitung der Riechschleimhaut gegenüber ganz erheblich zurück. Es ist auf die zwei schmalen Streifen beschränkt, die sich von der Apertura interna und externa aus am Boden der Nasenhöhle ausdehnen. Es besteht demnach keine einheitliche Regio respiratoria.

### Siren lacertina (Fig. 2 A—L).

Über das periphere Geruchsorgan von Siren liegt eine Arbeit von A. H. WILDER (43) vor; ich kann die Angaben WILDER's im Allgemeinen bestätigen und in mancher Hinsicht erweitern.

Die Nasenhöhle von Siren zeigt in zwei Richtungen viel complicirtere Verhältnisse als die von Proteus. Zunächst findet indifferentes Epithel eine viel ausgedehntere Verwendung. Es erstreckt sich am Boden der Nasenhöhle von vorn bis hinten durch die ganze Länge derselben und ist vielfach in unregelmäßigen medialwärts geneigten Falten erhoben, so dass seine gesammte Flächenausdehnung eine recht beträchtliche ist. An dem WILDER'schen Präparat fehlen diese Faltenbildungen (vgl. Taf. XI 39, Fig. 12 a—c). Die zweite Komplikation liegt in der bereits von H. WILDER erwähnten Blindsackbildung. Sehen wir von diesen Verhältnissen zunächst ab, so kann man sagen, die Nasenhöhle von Siren habe die Gestalt eines niedrigen Spaltraumes. Der größte, quere Durchmesser desselben ist im vorderen Theil schräg von oben medial nach unten lateral, im mittleren Theil annähernd horizontal gestellt. Das vordere und hintere Ende des Spaltraumes ist verjüngt und kuppelförmig abgeschlossen. Dicht am vorderen Ende, und zwar an der unteren lateralen Ecke, mündet der Einführungsgang der Nasenhöhle, der sich in seiner Anordnung ähnlich verhält wie bei Proteus (Fig. 2 A). Dicht am hinteren Ende des Geruchssackes, im Bereich der lateralen Hälfte des Bodens liegt die Apertura interna (Fig. 2 L).

Die Anordnung des Riechepithels verhält sich folgendermaßen. Im vordersten Ende des Riechsackes ist es auf die mediale Hälfte der Spaltwandungen beschränkt (Fig. 2 A—D). Weiter nach hinten dehnt es sich am Dache des Spaltes mehr und mehr lateralwärts

Fig. 2 A.

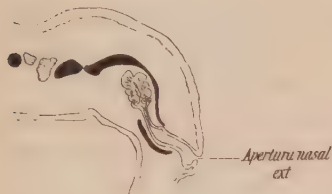


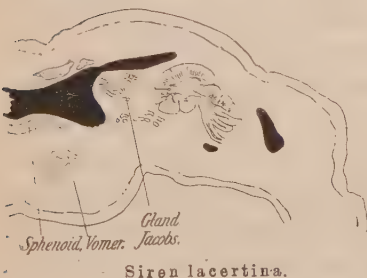
Fig. 2 B.



Fig. 2 C.



Fig. 2 D.



aus, während es am Boden in medialer Richtung zurückweicht. In der Mitte der Nasenhöhle überzieht es die niedrige mediale Wand und das ganze Dach derselben (Fig. 2 E und F). So ist die Anordnung auch in der Gegend, wo der Blindsack mit der Haupthöhle kommuniziert (Fig. 2 G u. H). Noch weiter nach hinten dehnt sich das Riechepithel am Boden aufs neue mehr lateralwärts aus und überzieht etwa die mediale Hälfte desselben (Fig. 2 I und K). In der Gegend der Apertura interna reicht es bis an den medialen Rand der Öffnung und überzieht auch den hinteren Abschluss des Geruchsackes.

Der vom spezifischen Epithel frei bleibende Theil der Wandung, wesentlich also der Boden und die seitliche Wand des Spaltraumes, wird von indifferentem, mehrschichtigem, in den obersten Lagen abgeplattetem Epithel bedeckt, das sich allenthalben scharf gegen die Riechschleimhaut absetzt. Dieser Theil der Schleimhaut zeigt an meinem Präparat, wie schon erwähnt, unregelmäßige von vorn nach hinten verlaufende Falten, deren freie Ränder medialwärts in das Lumen der Haupthöhle vorspringen. Die Höhe dieser Falten ist in der Mitte der



Fig. 2 E.

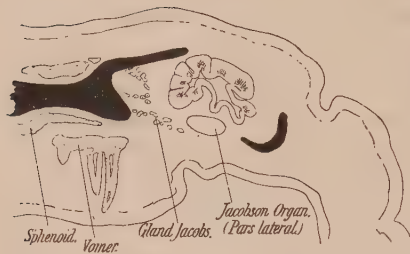


Fig. 2 F.

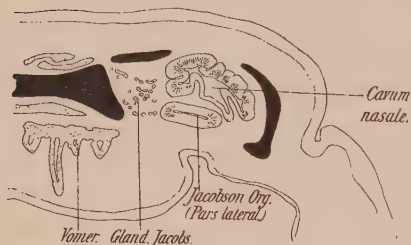


Fig. 2 G.

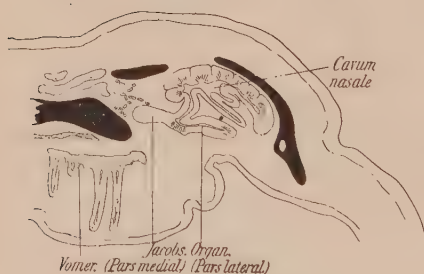
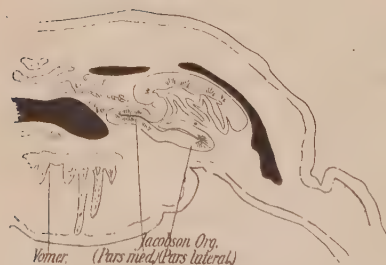


Fig. 2 H.



Siren lacertina.

Nasenhöhle am mächtigsten, und das Lumen erhält durch sie eine komplicirte Gestaltung. Eine dieser Falten tritt zur Öffnung des Blindsackes in Beziehung.

Der als JACOBSON'Sches Organ bezeichnete Blindsack (Fig. 2 E—I) stellt einen verhältnismäßig sehr mächtigen Nebenraum dar. Er liegt unter der eigentlichen Nasenhöhle, etwas medial gegen diese verschoben; er formirt einen ganz niedrigen, aber stark in die Breite entfalteten Spaltraum, der eine mediale und eine laterale Abtheilung erkennen lässt. Beide Theile stehen in direkter Verbindung mit einander, das Lumen des ganzen Blindsackes ist ein durchaus einheitliches.

Die Kommunikation mit der Haupthöhle erfolgt durch eine schlitzförmige Öffnung (Fig. 2 G und H). Dieser Schlitz ist vertikal gestellt und verläuft von vorn nach hinten, und zwar am Boden der Haupthöhle, dicht neben der medialen Wand derselben. Nach vorn ist die Öffnung scharf begrenzt. An der medialen Lippe der Spaltöffnung findet das Riechepithel der Haupthöhle seine Grenze. Es biegt hier der Boden der letzteren in rechtem Winkel nach unten um und bildet die mediale Wandung des Spaltes. Die laterale Wand wird in ähnlicher Weise von der respiratorischen

Schleimhaut gebildet. Diese ist dabei an der oberen Öffnung des Schlitzes zu einer Falte erhoben, die lippenartig die Spaltöffnung begrenzt (in den Figuren mit einem \* bezeichnet). Diese Falte lässt sich nach vorn über die Öffnung hinaus verfolgen; sie verstreicht dabei allmählich. Der Schlitz führt von oben her in den Blindsack und zwar gerade an der Grenze zwischen dem medialen und lateralen Theile desselben.

Fig. 2 I.



Fig. 2 K.

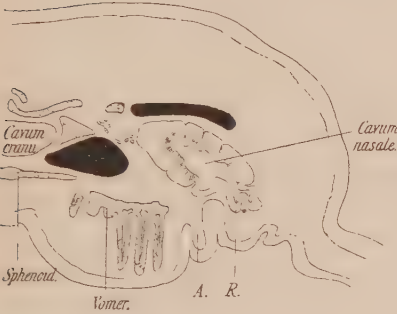
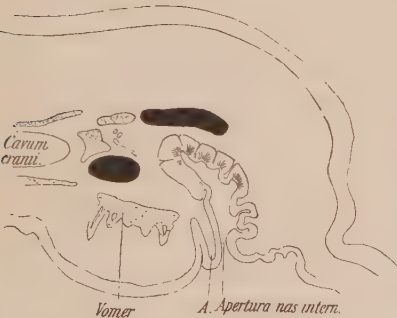


Fig. 2 L.



*Siren lacertina*. Frontalschnitte durch die Nasenregion des Kopfes. Vergr. ca. 12:1.

Der mediale Theil ist, wenn man durch den Spalt eindringt, allein in medialer Richtung entfaltet (Fig. 2 G, H, I). Seine Epithelauskleidung spreche ich als Sinnesepithel an; dasselbe lässt eine Sonderung in einzelne Knospen nicht erkennen.

Der laterale Abschnitt des JACOBSON'schen Organs dehnt sich in seitlicher Richtung und nach vorn aus, so dass sein blindes Ende die Zugangsöffnung ganz beträchtlich nach vorn überragt. Auf der Frontalschnittserie erscheint dieser Theil daher zunächst als ein breiter, aber ganz niedriger Spaltraum, der abgeschlossen unter dem Boden der Haupthöhle liegt (Fig. 2 E u. F). Erst weiter nach hinten findet er sich in Verbindung mit dem zuführenden Spalt (Fig. 2 G) und mit dem medialen Abschnitt

(Fig. 2 H). Der ganze seitliche Theil ist mit hohem Cylinderepithel ausgekleidet, welches der Sinneszellen entbehrt; nur an der niedrigen, medialen und lateralen Wand scheint Sinnesepithel zu bestehen. Sichere Angaben in dieser Hinsicht erlaubt mein Präparat nicht

Nach hinten ist der laterale Theil nicht scharf abzugrenzen; nachdem der mediale seine hintere Abgrenzung gefunden hat, setzt sich der laterale in Form einer Rinne weiter nach hinten fort (Fig. 2 I, *Jacobs. Org., Pars lateral*). Die Lichtung dieser Rinne ist Anfangs nach unten und lateral, weiter hinten gerade nach unten gerichtet (Fig. 2 K bei R). Unter allmählicher Verflachung lässt sie sich bis dicht an die Apertura nasalis interna hin verfolgen; sie verläuft dabei gleichzeitig lateralwärts, so dass ihr Ende in der seitlichen Ecke des Geruchssackes dicht vor der Apertura interna verstreicht. Das Epithel dieser rinnenförmigen Fortsetzung des Blindsackes geht allmählich aus dem hohen Cylinderepithel in gewöhnliches indifferentes Epithel über. Die laterale Begrenzung der Rinne bildet dabei jene Falte, die wir an der seitlichen Begrenzung des spaltförmigen Zugangs zum JACOBSON'schen Organ fanden; diese Falte setzt sich gleichfalls, indem sie niedriger wird, nach hinten bis in die Nähe der Apertura interna fort. (Sie ist in Fig. 2 G—K mit einem \* bezeichnet.) Der spaltförmige Zugang zum JACOBSON'schen Organ entbehrt nach hinten einer scharfen Abgrenzung.

Betrachtet man die ganze Bildung im Zusammenhange, so kann man den Befund so formuliren: Am Boden der Nasenhöhle, und zwar dicht vor der Apertura nasalis interna, in der seitlichen Ecke des Geruchssackes beginnend, verläuft eine rinnenförmige Einsenkung schräg nach vorn und medial; ihr hinteres Ende ist seicht und liegt im Gebiet des respiratorischen Epithels; nach vorn vertieft sie sich allmählich und zieht gerade an der Grenze zwischen Regio olfactoria und Regio respiratoria hin; ihr vorderes Ende ist in Form eines mächtigen Blindsackes nach vorn und nach medial entfaltet. Der mediale Abschnitt dieses Blindsackes trägt Sinnesepithel, der laterale (vorwiegend) hohes Cylinderepithel. — Für unsere Zwecke von Wichtigkeit ist einmal, dass das JACOBSON'sche Organ von Siren durch jene Rinne eine Beziehung zur inneren Nasenöffnung erkennen lässt, ferner dass die Öffnung des Blindsackes, d. h. mit anderen Worten, die Stelle, an welcher er entstanden sein muss, am Boden der Nasenhöhle, dicht an ihrer medialen Wand, und zwar gerade an der Grenze der Riechschleimhaut liegt.

Mit dem JACOBSON'schen Organ steht eine mächtig entfaltete Drüse in Verbindung (*Gland. Jacobs.*); sie mündet am Boden des Organs an der Grenze zwischen medialem und lateralem Abschnitt aus. Ihre vielfach verzweigten Schläuche dehnen sich durch eine sehr große Strecke der Nasenhöhle sowohl nach vorn als nach hinten

aus und liegen, lose nebeneinander gefügt, medial von dem Geruchskanal. Andere Drüsen habe ich in der Nasenhöhle nicht nachweisen können.

Das korplige Gerüst der Nasenhöhle habe ich im Speciellen nicht untersucht. Jedenfalls ist das Septum derselben und der Dachtheil vollständiger entwickelt als bei Proteus. Ein Bodentheil der Kapsel fehlt so gut als vollständig, es empfängt daher auch das JACOBSON'sche Organ keine knorplige Stütze.

Vergleich mit Proteus. Vergleichen wir den Befund bei Siren mit dem bei Proteus, so ergibt sich bei ersterer Form eine Complicirung der Gestaltungsverhältnisse des Cavum nasale in mehrfacher Hinsicht. Zunächst ist, wenn wir vom JACOBSON'schen Organ ganz absehen, das Lumen der Nasenhöhle bei Siren umfänglicher als bei Proteus. Bei der hiermit verbundenen größeren Flächenausdehnung der Wandung erscheint das specifische Epithel nicht nennenswerth vermehrt; dagegen hat das indifferente, respiratorische Epithel sich ganz beträchtlich entfaltet. Bei Siren ist in der ganzen Länge der Nasenhöhle an der Schleimhaut eine Sonderung in einen sensiblen und einen respiratorischen Abschnitt vorhanden; die einheitliche *Régio respiratoria* nimmt den Boden und den seitlichen Theil des Cavum ein. Bei Proteus dagegen findet sich respiratorisches Epithel in Form zweier Streifen, die sich einmal von der äußeren Nasenöffnung an der lateralen Wand nach hinten, ferner am Boden von der Choane aus nach vorn erstrecken.

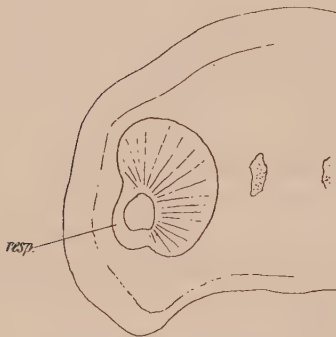
Außer diesen zusammenhängenden Distrikten von indifferentem Epithel findet sich solches bei beiden Formen zwischen den Riechknospen im ganzen Bereich der *Regio olfactoria* verstreut. Die Schleimhautfalten, welche die einzelnen, grubenförmig eingesenkten Riechknospen von einander abgrenzen, und die an den nach Frontalschnitten gezeichneten Figuren allenthalben als pilzförmige Erhebungen erscheinen, sind mit indifferentem Epithel überzogen, das sich scharf gegen die specifischen Elemente der Knospen absetzt. Von der Fläche gesehen würden diese Falten ein zusammenhängendes Netz formiren, in dessen Maschen die Knospen eingelagert sind.

Es wäre hier zu erwägen, auf welche Weise die geschlossene *Regio respiratoria*, die sich bei Siren und bei allen höheren Formen findet, entstanden zu denken sei. Der Befund bei Proteus legt den Gedanken nahe, dass jene durch die Riechschleimhaut ausgebreiteten Züge indifferenten Epithels die Quelle hierfür abgeben könnten. Mit der Entfaltung des Lumens der Nasenhöhle, die wir uns als



eine Anpassung an die respiratorische Funktion derselben vorstellen dürfen, könnte eine lokale Vermehrung dieses indifferenten Epithels

Fig. 3.



Menobranthus, Larve, 20 mm. Frontalschnitt durch die Mitte der Nasenhöhle.

Fig. 4 A.

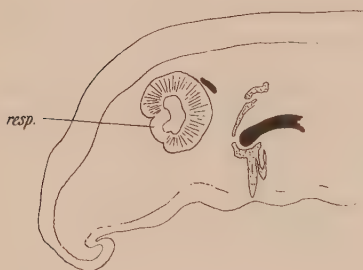
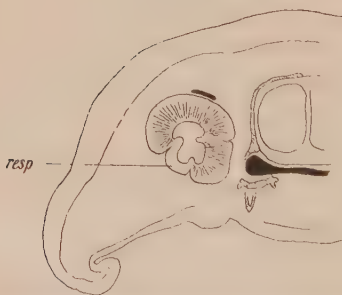


Fig. 4 B.



Menobranthus, Larve, 43 mm. Frontalschnitte. A durch den mittleren, B durch den hinteren Theil der Nasenhöhle.

erfolgt sein, die natürlich von der Apertura externa und interna als den Öffnungen des Geruchssackes ausgeht und zunächst zu der Entstehung jener beiden Streifen führen würde, wie sie bei Proteus bestehen. Mit der zunehmenden Ausdehnung des Lumens würden diese Streifen sich mehr und mehr entfalten und schließlich durch ihre Konfluenz die einheitliche, durch die ganze Länge der Nasenhöhle ausgedehnte Regio respiratoria hervorgehen lassen. Es müsste dann die kontinuierliche Überkleidung mit Riechepithel im mittleren Abschnitt der Nasenhöhle von Proteus als ein primitives Verhalten beurtheilt werden.

Doch scheinen mir andere That-sachen gegen diese Auffassung zu sprechen. Es standen mir zwei Serien von Menobranthuslarven zur Verfügung<sup>1</sup>. Bei einer Larve von 20 mm und einer von 43 mm hat das Cavum nasale die Form eines einfachen Schlauches mit rundlichem Lumen. Schon bei dem

jüngeren Thier verbindet ein schmaler Streifen indifferenten Epithels die äußere und innere Öffnung der Nasenhöhle (Fig. 3 resp.). Vorn liegt derselbe an der seitlichen Wand, um nach hinten allmählich auf den Boden überzugehen. Die gleichen Verhältnisse zeigt die Larve von 43 mm (Fig. 4 A und B),

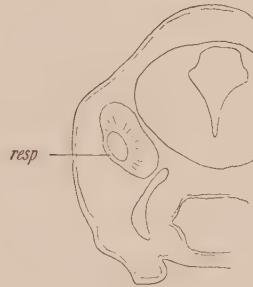
<sup>1</sup> Ich verdanke dieselben Herrn Dr. med. E. Göppert in Heidelberg, der mir die fertigen, tadellosen Serien zur Verfügung stellte.

wo sich die Gliederung der Anfangs einheitlichen Riechschleimhaut in die Knospen eingeleitet hat. Ein ähnliches Verhalten der Schleimhaut zeigen Urodelen und Anuren in sehr frühen Entwicklungsstadien (Fig. 5 *A* und *B*).

Die Verbindungslinie zwischen Apertura externa und interna der Nasenhöhle entspricht nun der Stelle, an welcher die Nasengaumenrinne, durch deren partiellen Verschluss die primitive Choane entstanden ist, zur Bildung des Nasenhöhlenbodens mit einander verschmolzen sind. Es ist möglich, dass bei der Bildung des Nasenhöhlenbodens gerade an der Nahtstelle indifferentes Epithel in die Wandung der Nasenhöhle mit einbezogen worden ist. Es würde dann das Auftreten von respiratorischem Epithel in zusammenhängender Lage in ganz frühen phyletischen Stadien im Anschluss an die Bildung der inneren Nasenöffnung erfolgt sein. Der einheitliche, von der

Fig. 5 *B*.

Fig. 5 *A*.



Frontalschnitte durch den mittleren Theil der Nasenhöhle. *A* von einer Tritonlarve, 7,5 mm, *B* von einer *Rana esculenta*-Larve, 7 mm.

Apertura externa bis zur Apertura interna durch die ganze Länge der Nasenhöhle sich erstreckende Streifen indifferenten Epithels, wie er bei *Menobanchus* und bei anderen Amphibien in frühen Stadien auftritt, würde demnach auf das primitive Verhalten hindeuten. Bei *Proteus* müsste dann durch stärkere Entfaltung der Riechschleimhaut das indifferente Epithel im mittleren Abschnitt der Nasenhöhle verdrängt worden sein. Bei der Rückbildung der Augen würde eine kompensatorische höhere Ausbildung des Geruchssinnes, und damit die umfanglichere Entfaltung der *Regio olfactoria* nicht unwahrscheinlich. Ein strikter Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung lässt sich unter Berücksichtigung der Amphibien allein nicht führen. Die ontogenetische Forschung versagt hier.

Nach den Darstellungen GOETTE's (16) über die Entwicklung der

Anuren-Nase ist jedenfalls sichergestellt, dass jener Streifen indifferenten Epithels erst sekundär zur Begrenzung der Nasenhöhle hinzutritt, mit der Ausbildung der seitlichen Nasenplatte GOETTE's. Im Übrigen sind die Entwicklungsvorgänge augenscheinlich so stark cänogenetisch beeinflusst, dass sie sich im Speciellen für die Entscheidung der angeregten Frage nicht verwerthen lassen.

Ein zweiter wichtiger Unterschied zwischen den Nasenhöhlen von Siren und Proteus ist durch das Fehlen des JACOBSON'schen Organs bei Proteus gegeben.

Das JACOBSON'sche Organ von Siren stellt sich als Blindsack dar, welcher gerade an der Grenze zwischen Regio olfactoria und Regio respiratoria mit dem Lumen der Nasenhöhle zusammenhängt. Er ist zum Theil mit Sinnesepithel, zum Theil mit indifferentem Epithel ausgekleidet. Der nach vorn und medial ausgestülpte Blindsack setzt sich nach hinten in eine Rinne fort, welche seitlich gegen den vorderen Rand der Apertura nasalis interna ausläuft, ohne indess diese Öffnung zu erreichen. Die Apertura interna liegt nun in der seitlichen Hälfte des Nasenhöhlenbodens. Ein Wasserstrom, der von der Mundhöhle aus das Cavum nasale passirt (er sei im Folgenden kurz als expiratorischer Strom bezeichnet), wird durch jene Rinne und die die seitliche Begrenzung derselben bildende Schleimhautfalte aus der gerade nach vorn gehenden Richtung theilweise abgelenkt und dem Blindsack zugeführt werden, wo er einer sinnlichen Kontrolle unterzogen werden kann. Diese Prüfung des Expirationsstromes kann wohl nur die Bedeutung haben, die in die Mundhöhle aufgenommenen Nahrungsbestandtheile unter die Kontrolle des Geruchssinnes zu stellen. — Es sind also am JACOBSON'schen Organ von Siren zwei Theile unterscheidbar: einmal der eigentliche sensorielle Abschnitt und zweitens der Zuleitungsapparat für diesen. Der erstere verräth allein schon durch seine umfängliche Entfaltung eine ziemlich hohe Entwicklungsstufe. Der Zuleitungsapparat liegt im Bereich der Regio respiratoria, er ist als ein Theil derselben aufzufassen, der als Hilfsapparat zu dem Sinnesorgan in Beziehung getreten ist.

Der ganze Apparat liegt im Bereich der Nasenhöhle, ist ein Theil derselben und muss durch eine Differenzirung dieser entstanden sein. Das Sinnesorgan entbehrt der direkten Verbindung mit dem Cavum oris, doch besteht durch den Zuleitungsapparat eine indirekte Beziehung zu demselben. — Nach der von WIEDERSHEIM gegebenen Definition: »Unter dem JACOBSON'schen Organ versteht man eine vom Cavum nasale schon in embryonaler Zeit sich gänzlich ab-

schnürende paarige Nebennasenhöhle, die vom Olfactorius und vom Trigemini versorgt wird und durch eine besondere Öffnung mit der Mundhöhle in Verbindung steht\* (39, pag. 319), wäre der Blindsack von Siren kein JACOBSON'sches Organ. Doch trifft diese Definition auch nicht für das Divertikel der Urodelen zu, welches sich weder gänzlich vom Cavum nasale abschnürt noch durch eine besondere Öffnung mit der Mundhöhle in Verbindung steht, aber gleichwohl von WIEDERSHEIM — wenige Zeilen später — als JACOBSON'sches Organ besprochen wird. —

Siren gegenüber lässt Proteus keine Spur von einem JACOBSON'schen Organ erkennen; eben so verhält sich nach den Angaben der Autoren Menobranchus, der auch sonst im Verhalten der Nasenhöhle große Ähnlichkeit mit Proteus aufweisen soll.

Wie das Fehlen des accessorischen Geruchsorgans bei Proteus und Menobranchus aufzufassen sei, lässt sich unter Berücksichtigung der Amphibien allein nicht ausmachen. Der ganze Habitus der Nasenhöhle ist ein einfacher und man könnte, auch im Hinblick auf die übrige Organisation dieser Formen, zu der Annahme kommen, dass hier primitive Verhältnisse vorliegen. Andererseits können die einfachen Formverhältnisse auch durch Rückbildung aus complicirteren entstanden sein. Mit der Möglichkeit, dass bei beiden das JACOBSON'sche Organ verloren ging, vielleicht als eine Folge des Ausbleibens der Metamorphose und die dauernde Anpassung an das Leben im Wasser, ist mindestens zu rechnen.

Es fragt sich zunächst, ob bei niederen Formen, also bei Fischen, ein homologes Gebilde nachgewiesen ist.

In der Litteratur über das Geruchsorgan der Fische finden sich vereinzelte Angaben über das Vorkommen von Organen, die mit größerer oder geringerer Reserve als JACOBSON'sche gedeutet werden.

Es wären zunächst die Beobachtungen von SCOTT (35) an Petromyzon Planeri zu erwähnen. SCOTT beschreibt ein medianes unpaares Divertikel, das bei Larven von 12,5 mm im hinteren unteren Abschnitt der Nasenhöhle auftritt und unterhalb des Riechepithels — also auch außerhalb des Bereiches desselben — entsteht. Weiterhin wird dasselbe größer, endet in zwei Blindsäcke und scheint sich von der Nasenhöhle abzuschnüren. Beim erwachsenen Petromyzon findet sich ebendasselbst eine mächtig entfaltete Drüse. SCOTT bringt dieses Organ in Beziehung zum JACOBSON'schen Organ der Amphibien. BUJOUR (7) schließt sich dieser Auffassung an.

Schon an und für sich erscheint es bedenklich, das Geruchsorgan



der Petromyzonten mit dem anderer Thierformen direkt zu vergleichen. Seine Unpaarigkeit, seine mediane Lage und andere, accessorische Einrichtungen weisen auf eine sehr specialisirte Beschaffenheit des Organs hin, ein Umstand, der nothwendig zur größten Vorsicht bei der Vergleichen mahnt. Ein Divertikel der Nasenhöhle, in welches eine Drüse mündet, ist noch kein JACOBSON'sches Organ. Das Divertikel müsste Sinnesepithel, und zwar vom N. olfactorius versorgtes Sinnesepithel enthalten. Nach den Angaben und Abbildungen von SCOTT liegt das Divertikel am unteren Rande der Regio olfactoria, im Bereich des indifferenten Epithels und ist mit solchem indifferenten Epithel ausgestattet. Es fehlt ihm also vollständig der Charakter als Sinnesorgan. Hierin scheint mir ein zwingender Grund zu liegen, jenes Divertikel nicht als JACOBSON'sches Organ, auch nicht als einen Vorläufer eines solchen aufzufassen.

Der Einzige, der meines Wissens ein Homologon des fraglichen Organs bei Teleostiern erwähnt, ist WINTHER (44). Er beschreibt bei *Salmo trutta* zwei aufwärts gerichtete blind endende Kanäle, die sich zwischen dem unteren Rande der Riechgrube und der Mittellinie öffnen. Es fehlt diesen Kanälen die Beziehung zur Nasenhöhle und WINTHER versucht eine Erklärung dieses abweichenden Verhaltens. Schon JUNGENSEN (21) bezweifelte die Zuverlässigkeit der Beobachtungen WINTHER's, indem er gleichzeitig auf die Mangelhaftigkeit der bildlichen Darstellungen hinweist. Eben so weist SAGEMEHL (32) die Behauptungen WINTHER's mit aller Entschiedenheit zurück. Nach SAGEMEHL liegt eine Verwechslung mit Schleimkanälen vor. — FLEISCHER (13) suchte vergeblich nach einem JACOBSON'schen Organ bei der Forelle, bei *Alburnus*, *Carassius* und *Osmerus*. Ich schließe mich auch auf Grund eigener Erfahrungen der schon längst von SAGEMEHL aufgestellten Behauptung an, dass den Teleostiern ein JACOBSON'sches Organ durchaus abzusprechen sei. Das Gleiche gilt für die Selachier. FLEISCHER (13) untersuchte Embryonen (*Acanthias vulgaris*) ohne positives Ergebnis; ich selbst konnte bei erwachsenen Formen, *Pristiurus*, *Scyllium*, *Raja*, *Torpedo*, *Squatina* nichts finden, was sich auf das fragliche Organ beziehen ließe.

Unter den Ganoiden soll nach WIEDERSHEIM (39, pag. 308) bei *Polypterus bichir* eine Bildung bestehen, die vielleicht als Andeutung eines JACOBSON'schen Organs aufzufassen sei. Nach der Darstellung WALDSCHMIDT's (35) besteht die eigentliche Riechgrube aus zwei Abtheilungen, die durch eine Schleimhautfalte von einander geschieden sind. Die eventuell als JACOBSON'sches Organ zu deutende Ab-

theilung ist kleiner als die andere, als eigentliche Riechgrube aufzufassende, und liegt am oberen und vorderen Rande der letzteren. In ihrem Bau unterscheidet sie sich nicht von der Haupthöhle. WALDSCHMIDT hält es für unzulässig, diese Nebenhöhle als JACOBSON'sches Organ aufzufassen, und zwar hauptsächlich aus dem Grunde, weil bei derselben »von den für ein derartiges Organ eine *conditio sine qua non* bildenden Bedingungen (Kommunikation mit der Mundhöhle) bei diesem Fische eben so wenig wie bei irgend einem anderen die Rede sein kann«.

Diese Begründung ist keineswegs ausschlaggebend. Bei Siren und auch bei anderen Amphibien öffnet sich der mit Sicherheit als JACOBSON'sches Organ aufzufassende Blindsack ausschließlich in die eigentliche Nasenhöhle und nur durch gewisse Einrichtungen lässt sich eine Beziehung desselben zur *Apertura nasalis interna* und damit zur Mundhöhle erkennen. Die Möglichkeit, dass die Gliederung der Nasenhöhle in eine Haupt- und Nebenhöhle schon erfolgt war, bevor die Verbindung der Nasen- und Mundhöhle sich ausbildete, ist ohne Weiteres nicht von der Hand zu weisen. Der Befund bei *Polypterus* könnte ein Paradigma für diese Möglichkeit sein. Auch aus dem Fehlen eines selbständigen *Olfactoriusastes* für die Nebenhöhle, das WALDSCHMIDT erwähnt, lässt sich kein Beweis gegen diese Auffassung ableiten, da ein solcher auch bei Amphibien vermisst wird.

Wenn mir nun auch die Beweisführung WALDSCHMIDT's nicht überzeugend erscheint, so muss ich ihm in der Deutung des Befundes doch beipflichten. Auch ich spreche jene Nebenhöhle nicht als JACOBSON'sches Organ an. Die Nebenhöhle liegt an der vorderen und oberen Begrenzung der Haupthöhle; während sich das JACOBSON'sche Organ von *Siren* medial am unteren Rande der *Regio olfactoria* der Haupthöhle findet; an der gleichen Stelle legt es sich bei den Amphibien und Amnioten in der ontogenetischen Entwicklung an. Es sind also keineswegs homologe Punkte der Riechorgane, an denen bei *Polypterus* auf der einen, bei Amphibien auf der anderen Seite der Blindsack gelagert ist — hierin liegt meines Erachtens der Grund dafür, dass man von einer Homologisirung der Blindsäcke abzusehen hat.

Was endlich die *Dipnoer* anlangt, so habe ich bei der Durchsicht der Litteratur keine Andeutungen dafür gefunden, dass bei ihnen ein JACOBSON'sches Organ bestände. Das Hauptinteresse scheint sich hier auf die doppelte Öffnung des Geruchssackes zu beziehen; in Betreff der Konfiguration der Nasenhöhle selbst wird allenthalben auf die Ähnlichkeit mit *Selachiern* hingewiesen.

Aus alle Dem geht hervor, dass bei Fischen ein JACOBSON'sches Organ nicht besteht, zum mindesten, dass bis jetzt Spuren eines solchen nicht nachgewiesen sind.

Unter Berücksichtigung dieser Thatsache neige ich dazu, das Fehlen desselben bei *Proteus* als einen primitiven Zustand aufzufassen. Bestärkt werde ich hierin durch die Angaben von H. WILDER. So weit sich aus dessen Arbeit (42) ersehen lässt, ist ein JACOBSON'sches Organ bei *Amphiuma tridactylum* — wenn es überhaupt besteht — nur in Andeutungen vorhanden; bei *Menopoma alleghaniense* ist es gleichfalls nicht stark ausgeprägt. Leider geht WILDER mit seinen Darstellungen zu wenig in das Detail ein, als dass eine weitergehende Verwerthung seiner Arbeit möglich wäre. Die Thatsache, dass unter den tiefststehenden Amphibien sich Formen finden, denen das JACOBSON'sche Organ gänzlich fehlt (*Proteus*, *Menobranhus*), ferner solche, bei denen es auf einer geringen Entwicklungsstufe steht (*Amphiuma*, *Menopoma*) und endlich solche, bei denen es bereits eine hohe Ausbildung erreicht hat (*Siren*), diese Thatsache, in Zusammenhalt mit dem Faktum, dass Spuren des Organs bis jetzt in keiner Abtheilung der Fische nachgewiesen werden konnten, macht es mir sehr wahrscheinlich, dass das JACOBSON'sche Organ sich thatsächlich erst in der Amphibienreihe ausgebildet hat.

#### *Siredon pisciformis* (Fig. 6 A—K).

Zur Untersuchung kam ein halberwachsenes Exemplar von etwa 12 cm Länge.

Die allgemeine Konfiguration der Nasenhöhle ist einfach. Das mit Plattenepithel ausgekleidete Atrium ist kurz und verläuft von der Apertura externa aus in schräger Richtung medial und etwas nach hinten. Es öffnet sich von der Seite her in die eigentliche Nasenhöhle. Letztere stellt sich als ein Kanal dar, der vorn und hinten kuppelförmig abgeschlossen ist. Ihr Lumen erscheint auf frontalen Durchschnitten als ein Oval, dessen größter Durchmesser von unten und lateral nach oben und medial ansteigt; im vorderen Abschnitt ist der Durchmesser steiler gestellt als weiter hinten; ferner nimmt der Umfang des Lumens nach hinten allmählich zu. Dicht vor dem hinteren Ende des Kanals, am Boden desselben, liegt die Apertura interna, welche die Form eines langgezogenen Ovals hat und in der lateralen Hälfte des Bodens liegt (Fig. 6 I).

Auch beim Axolotl findet neben dem spezifischen Sinnesepithel



indifferentes Cylinderepithel bei der Bekleidung des Nasenkanales Verwendung. Die allgemeine Vertheilung ist so, dass die Riechschleimhaut die mediale, die indifferente Schleimhaut die laterale Seite des Geruchssackes einnimmt. Im Speciellen überzieht das Sinnesepithel den größten Theil des Bodens, die mediale Wand und das Dach des Kanals. Im vorderen Theil bleibt die ganze laterale Wand frei davon, aber weiter nach hinten greift es vom Dache her mehr und mehr auch auf diese nach abwärts über (Fig. 6 *G, H*). Der hintere wie der vordere kuppelförmige Abschluss der Nasenhöhle erhält gleichfalls einen Überzug von Riechepithel. Auf Fig. 6 *K* sind die Riechknospen des hinteren Endes im Flachschnitt getroffen. Die übrig bleibenden Theile der Wandungen der Haupthöhle sind mit Cylinderepithel überkleidet. Dasselbe lässt sich an der lateralen unteren Ecke des Geruchssackes durch dessen ganze Länge verfolgen, und weist hier bestimmte, gleich zu besprechende Modifikationen auf. Da die Apertura interna ganz lateral am Boden der Nasenhöhle liegt, so fällt ihre Öffnung in das Bereich des indifferenten Epithels.

Im Bereiche dieses indifferenten Epithels und zwar gerade an der Stelle, wo der Boden der Nasenhöhle in die seitliche Wand umbiegen würde, verläuft fast durch die ganze Länge der Nasenhöhle eine rinnenförmige Einsenkung der Schleimhaut. Diese Rinne, die ich weiterhin als seitliche Nasenrinne oder seitlichen Nasengang benennen will (in den Figuren mit *R* bezeichnet), beginnt am vorderen Ende des Geruchssackes als eine schwache, aber deutlich abgegrenzte Einsenkung der Schleimhaut, deren Lumen gerade nach unten gerichtet ist. Weiter nach hinten gewinnt die Rinne schnell an Tiefe, ihre Lichtung stellt sich dabei schräg nach lateral und unten. Unter bestimmten gleich zu besprechenden Modifikationen setzt sich die Rinne nach hinten fort bis in das Bereich der Apertura interna, an deren lateraler Wand sie verstreicht (Fig. 6 *I*).

An der seitlichen Nasenrinne lassen sich zwei Abschnitte unterscheiden; ein vorderer, der mit Cylinderepithel ausgekleidet ist, und ein hinterer, der stellenweise sensorielles Epithel trägt.

Im vorderen Abschnitt (Fig. 6 *A—E*) ist die Rinne deutlich gegen den Boden der Nasenhöhle abgesetzt, indem gerade am Rande der Rinne eine leichte, faltenförmige Erhebung der Schleimhaut verläuft. Bis zu dieser Falte dehnt sich auch die Riechschleimhaut am Boden der Nasenhöhle aus. Die seitliche, mit Cylinderepithel bekleidete Wand der Haupthöhle setzt sich kontinuierlich in die Wandung der Rinne fort, so dass hier eine scharf markirte Grenze nicht besteht.



Es liegt demnach der vordere Abschnitt des seitlichen Nasenganges ausschließlich im Bereich des indifferenten Epithels. In diesen Theil der Rinne mündet der Thränenkanal (Fig. 6 D); die Mündung hat die Form eines längsgestellten Schlitzes, der sich dicht am Grunde der Rinne in ihrer oberen (lateralen) Wand findet. In der Gegend der Thränenkanalmündung tritt nun auch an der oberen (lateralen) Wand des seitlichen Nasenganges eine schärfere Begrenzung desselben auf durch eine leichte Schleimhautfalte, die im Bereiche des Cyliinderepithelbelags der lateralen Wand der Haupthöhle auftritt.

Eine kurze Strecke hinter der Mündung des Ductus naso-lacrymalis beginnt der hintere Abschnitt des seitlichen Nasenganges, welcher damit in wesentlichen Punkten seinen Charakter ändert.

Die Rinne vertieft sich plötzlich und zwar ziemlich genau in lateraler Richtung (Fig. 6 G); diese Vertiefung ist nach vorn blindsackartig ausgestülpt. Auf weiter nach vorn liegenden Frontalschnitten finden wir diesen Blindsack lateral neben der seitlichen Nasenrinne liegend; er hat die Form einer Ellipse, sein Lumen stellt sich als horizontal liegender Spalt dar (Fig. 6 D—F, *Jacobs. Org.*). — Ferner tritt eine Änderung in der Begrenzung der Rinne ein. Die Falte,

Fig. 6 A.



Fig. 6 B.



Fig. 6 C.

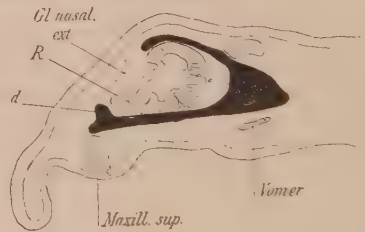


Fig. 6 D.

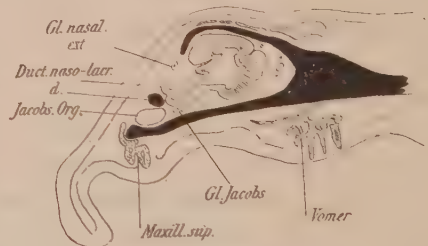


Fig. 6 E.



die weiter nach vorn den oberen Rand derselben markierte, wird deutlicher und springt lippenartig vor. In dieser Gegend der Nasenhöhle dehnt sich die Riechschleimhaut schon auf die laterale Wand der Haupthöhle bis an die Basis dieser Falte aus, doch ist die Falte selbst mit Cylinderepithel überzogen. Die seitliche Wand der Nasenhöhle geht in scharfer Knickung in die obere Wand der Rinne über, während sie weiter vorn in gleicher Flucht mit derselben lag. Andererseits wird die Abgrenzung der Rinne gegen den Boden der Nasenhöhle undeutlicher; die

Falte, welche im vorderen Abschnitt die Scheide zwischen beiden bildete, verschwindet und es liegt die untere Wand der Rinne in der Fortsetzung des Bodens der Nasenhöhle (Fig. 6 G).

Die Vertiefung der Rinne, wie die blindsackartige Ausstülpung, sind mit Sinnesepithel ausgekleidet. Dieses unterscheidet sich in einigen Punkten von dem der Regio olfactoria. Zunächst ist es konti-

Fig. 6 F.

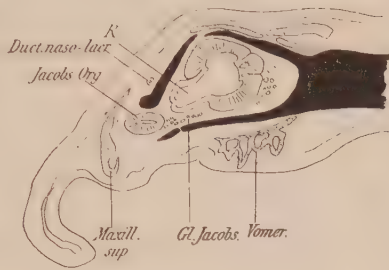


Fig. 6 G.

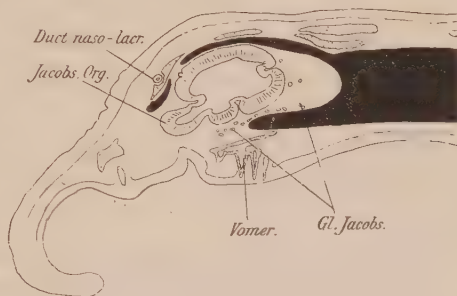


Fig. 6 H.

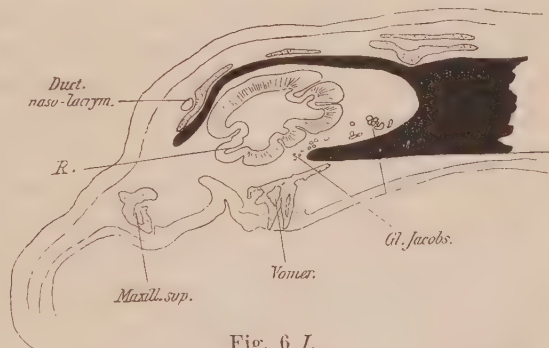
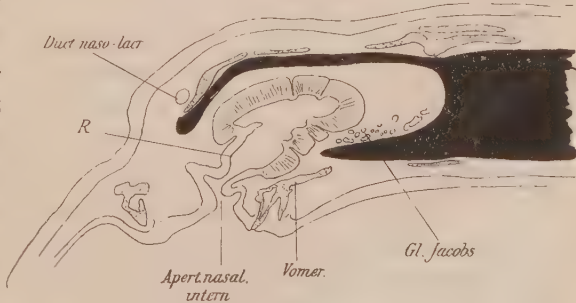
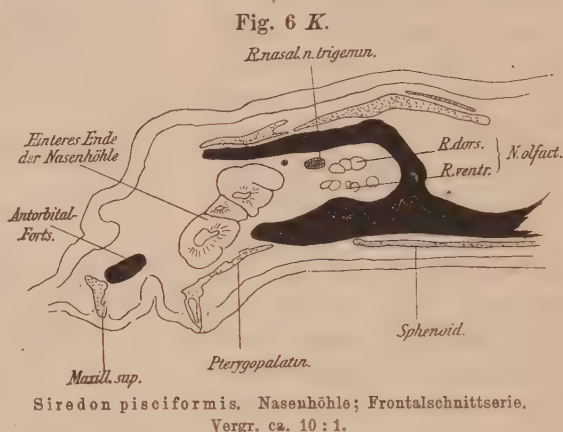


Fig. 6 I.



*Siredon pisciformis.*

nurlich angeordnet und lässt nichts von jenen knospenartigen Bildungen erkennen, die der eigentlichen Riechschleimhaut ihr eigen-  
thümliches Gepräge geben. Ferner sind die Kerne in den hohen  
cylindrischen Zellen  
diffus durch die ganze  
Dicke des Epithels  
verstreut, während  
sie in der Regio ol-  
factoria vorwiegend  
in einer breiten ba-  
salen Zone zusam-  
mengeschränkt sind.  
Auch scheint mir die  
Zahl der spezifischen  
Sinneszellen im Epi-  
thel des Blindsackes  
geringer zu sein als  
in den Riechknospen. Endlich fehlen BOWMAN'sche Drüsen.



Dieses Epithel überzieht kontinuierlich die Wandungen des Blind-  
sackes und kleidet den Boden der Rinne aus: nach den Rändern  
derselben geht es allmählich in das indifferente Cylinderepithel über;  
am oberen Rande ist dieser Übergang allenthalben sehr deutlich, da  
die begrenzende Schleimhautfalte indifferentes Epithel trägt; da-  
gegen verwischen sich am Boden der Nasenhöhle die Verhältnisse.  
Anfangs ist zwar auch hier, wie in Fig. 6 G, zwischen Riechschleim-  
haut und dem Sinnesepithel der Rinne ein schmaler Streifen Cylinder-  
epithel eingeschoben, aber weiter nach hinten tritt an einzelnen  
Stellen das Epithel der Regio olfactoria in direkteste Nachbarschaft  
zum Sinnesepithel der Rinne, und ich konnte dann an meinen aller-  
dings ziemlich dicken Schnitten eine scharfe Grenze zwischen beiden  
nicht konstatiren.

In diesem Verhalten prägt sich eine gewisse Beziehung zwi-  
schen dem Sinnesepithel der Regio olfactoria und dem des seitlichen  
Nasenganges aus. Das Gleiche kommt in der Innervation zum  
Ausdruck. Zum Sinnesepithel der Rinne lässt sich ein Zweig des  
ventralen Olfactoriusastes verfolgen. Mit Sicherheit konnte ich nach-  
weisen, dass dieser Zweig auf seinem Verlaufe auch kleine Äste ab-  
gibt, die zur Riechschleimhaut treten. Der Nerv verläuft unter dem  
Boden der Nasenhöhle schräg nach lateral und vorn, tritt zu dem Blind-  
sack und dem sensoriiellen Theil der Rinne und umgreift dieselbe

von unten her, indem er sich in mehrere Zweige spaltet. Es ist also kein besonderer Ast des N. olfactorius, durch den die Versorgung des zu einem Sinnesorgan umgestalteten Abschnittes der seitlichen Nasenrinne erfolgt.

Verfolgt man den seitlichen Nasengang nun weiter nach hinten, so nimmt seine Tiefe allmählich ab, das spezifische Epithel desselben verschwindet, indem es ganz allmählich in indifferentes Cylinder-epithel übergeht (Fig. 6 *H*). Ihr Lumen wird flacher, ihre Abgrenzung undeutlicher und endlich verstreicht sie an der lateralen Wandung der Apertura interna (Fig. 6 *I*).

Der Sinnesepithel tragende Theil der seitlichen Nasenrinne wird in der Litteratur als JACOBSON'sches Organ bezeichnet.

Drüsen der Nasenhöhle. Im ganzen Bereich der Regio olfactoria kommen zahlreiche BOWMAN'sche Drüsen vor. Von größeren Drüsen bestehen einmal Glandulae nasales externae; ich zählte deren sechs. Die Mündungen derselben liegen dicht bei einander an der Grenze zwischen Atrium und eigentlicher Nasenhöhle und zwar an der oberen Cirkumferenz dieser Grenze, in der Gegend, wo das Plattenepithel des Atriums an das Cylinderepithel der seitlichen Nasenhöhlenwand anstößt. Die Drüsen stellen einfache Schläuche mit etwas erweitertem Ende dar; sie erstrecken sich, lateral vom Geruchssack gelagert, gerade nach hinten. Ihr Ende liegt ungefähr in einer Frontalebene mit der nasalen Mündung des Ductus nasolacrymalis (vgl. Fig. 6 *B—D*, *Gl.nasal.ext.*).

Mächtig entfaltete Drüsen stehen mit dem JACOBSON'schen Organ in Verbindung (Fig. 6 *E—I*, *Gl.Jacobs.*). Es bestehen zwei solcher Drüsen; sie münden in den blindsackartigen Theil des Organs, dicht an dessen vorderem Ende, an der medialen Wand. Die schlauchförmigen Drüsen dehnen sich unter leichten Verzweigungen und Schlingelungen nach hinten und medial aus; sie liegen zunächst unter dem Geruchssack; weiter nach hinten erstrecken sie sich mehr und mehr an dessen mediale Seite, so dass sie dem knorpligen Septum benachbart sind. In dieser Lage lassen sie sich nach hinten bis in die Nähe des Foramen n. olfactorii der knorpligen Kapsel verfolgen. Diese Drüsen sind in der Litteratur auch als *Gl. nasales mediales* bezeichnet. In ihrem Verhalten sind sie deutlich von den BOWMAN'schen Drüsen unterschieden durch das trübe, mit Karmin sich schwach tingirende Protoplasma ihrer Zellen.

Knorplige Nasenkapsel (Fig. 7 und 8). Das knorplige Skelet des Cavum nasale ist vollständiger als bei Siren. Ein mäch-



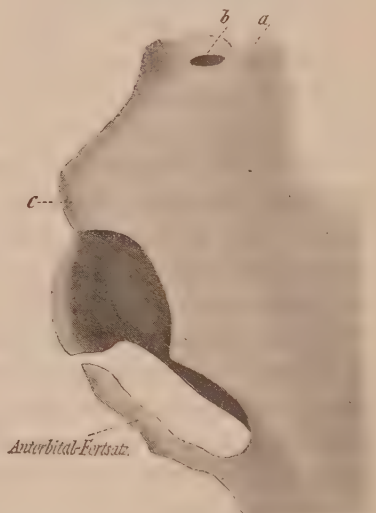
tiges knorpliges Septum verbindet die beiderseitigen Kapseln; dasselbe reicht nicht so weit nach vorn als die letzteren, so dass zwischen den beiderseitigen Kapseln der Internasalraum frei bleibt. Vom oberen, beziehentlich vom unteren Rande des Septums, geht lateralwärts, in ziemlich horizontaler Richtung, das Dach und der Boden der Kapsel aus, die einen spaltförmigen, den Geruchssack aufnehmenden Hohlraum zwischen sich fassen (vgl. Fig. 6). Nach vorn, sowie — dem Internasalraum entsprechend — nach vorn und medial vereinigt sich jederseits der Boden und das Dach, sowie die

Fig. 7.



*Siredon pisciformis*. Knorplige Nasenkapsel.  
Nach einem Plattenmodell. Dorsale Ansicht.

Fig. 8.



*Siredon pisciformis*. Knorplige Nasenkapsel.  
Ventrals Ansicht des Modells von Fig. 7.

Fortsetzung des Septums zu einer geschlossenen Kuppel, die die Lichtung der ganzen Nasenkapsel nach vorn abschließt. Medial ragt an dieser Kuppel in der Höhe des Bodens ein stumpfer Fortsatz (*a*) hervor, an den sich das Praemaxillare anlegt. Lateral von der Basis desselben findet sich eine Unterbrechung des Bodens (Fig. 8 *b*). Im Übrigen formirt der Boden der Kapsel eine zusammenhängende Platte, deren orale Fläche fast plan ist und nur eine ganz schwache Wölbung zeigt. Lateral endet der Boden mit freiem Rande. Dieser Rand verläuft von der vorderen Kuppel zunächst lateral und nach hinten, dann ein kurzes Stück gerade nach hinten (*c*); an dieser Stelle ist der Rand etwas nach oben umgebogen.

Weiterhin verläuft er in der Richtung nach hinten und medial bis zur Wurzel des Antorbitalfortsatzes. Diese Strecke zeigt an meinem Modell eine doppelte Einbiegung; der hinteren entspricht die Lage der *Apertura nas. int.* An Kontrollpräparaten, die direkt untersucht wurden, konnte ich von dieser doppelten Biegung nichts erkennen. — Der Antorbitalfortsatz verläuft als freier Fortsatz nach lateral und vorn. Er begrenzt mit dem freien Rande des Bodens der Nasenkapsel eine Öffnung, welche der inneren Öffnung des Geruchssackes entspricht.

Das Dach der Kapsel stellt gleichfalls eine lateral mit freiem Rande endende Platte vor. Dieser Rand ist nach unten umgebogen. Im mittleren Drittel der gesamten Kapsel entsteht durch eine stärkere Abbiegung des Daches nach unten eine seitliche Wand der Nasenkapsel (vgl. Fig. 6 *F—I*). Hinter dieser Stelle, die der mächtigsten Breitenentfaltung der Kapsel entspricht, weicht der Rand schräg medialwärts und nach hinten zurück. In diesem Abschnitt endet das Dach mit horizontal gerichtetem Rande. Eine Verbindung von Dach und Boden wird medial durch das Septum vermittelt, vorn durch den kuppelförmigen Abschluss. Seitlich sind beide Theile nur im vorderen Abschnitte durch einen dünnen Knorpelpfeiler in Verband. Dieser Pfeiler (Fig. 7 *d*) löst sich vom Boden dicht an dessen freien Rande ab, steigt schräg nach hinten, medial und oben auf und verbindet sich mit dem zu einer seitlichen Wand abgebogenen Theil des Daches (vgl. auch Fig. 6 *C—F, d*). Es entsteht so vorn an der Seite der Nasenkapsel eine ziemlich große allseitig von Knorpel umschlossene Öffnung. Durch diese Lücke (*Apert. nasal.ext.* der Fig. 7) öffnet sich der Geruchssack vermittels der äußeren Nasenöffnung, ferner tritt der Ductus nasolacrymalis hindurch, indem er der hinteren Umrandung des Loches direkt angelagert ist. Der Thränenkanal verläuft von hier, der äußeren Wand der Nasenkapsel angelagert, nach hinten und aufwärts. Die entsprechende Strecke der Nasenkapsel (Fig. 7 *e*) zeigt eine ganz leichte muldenförmige Einsenkung, die gerade hinter der Öffnung sich anschließt; sie verstreicht nach hinten auf dem seitlichen Wandtheil der Kapsel. Gerade an dem Platze wo sie endet, findet sich eine Öffnung (*f* Fig. 7) für einen Zweig des *R. nasalis* des Trigemini, der hier aus dem Inneren der Kapsel austritt, um dann zur Haut der Schnauzengegend zu treten. Eine zweite größere, an meinem Objekt doppelte Öffnung für den Schnauzenast des Trigemini liegt an der Basis

der vorderen Kuppel, an der medialen Wand derselben (Fig. 7 g). Ein hinterer Abschluss fehlt der knorpeligen Kapsel<sup>1</sup>.

Im Allgemeinen liegt nun der Geruchssack in dem lateralen Theil des spaltförmigen Raumes, den die knorpelige Kapsel umschließt (Fig. 6). Es bleibt zwischen dem Geruchssack und dem knorpeligen Septum ein Raum übrig, der mit Bindegewebe etc. ausgefüllt ist. Im vorderen Theil schmal, verbreitert er sich nach hinten ganz beträchtlich.

Das JACOBSON'sche Organ liegt, mit seinem vordersten Ende wenigstens, dem Boden der Knorpelkapsel auf, und zwar entspricht seine Lage der dreieckigen Strecke des Bodens, die hinter und lateral von dem aufsteigenden Knorpelpfeiler auf Fig. 7 zu erkennen ist. Dieser Theil des Bodens zeigt eine leichte muldenförmige Einsenkung der Oberfläche, entsprechend der Wölbung des Blindsackes. Über die Lagebeziehung zwischen Kapsel und JACOBSON'schem Organ wird der Vergleich von Fig. 7 und 8 mit den Durchschnittsbildern Fig. 6 orientiren. Im hinteren rinnenförmigen Theil des Organs fehlt eine knorpelige Stütze desselben.

*Amblystoma punctatum*. Nach der Darstellung von BAWDEN zeigt die Nasenhöhle in allen wesentlichen Punkten eine völlige Übereinstimmung mit der von Siredon. Man vgl. 1, Taf. V Fig. 1—15 mit meiner Fig. 6.

#### Vergleichung von Siredon mit Siren und Proteus.

Vergleichen wir die Nasenhöhle von Siredon mit der von Siren, so ergibt sich zunächst eine gewisse Übereinstimmung in der Anordnung der Regio olfactoria. Bei beiden Formen erstreckt sich das Riechepithel von der medialen Wand des Geruchskanals aus sowohl über das Dach wie über den Boden in lateraler Richtung. Bei Siredon überzieht es fast die ganze Breite des Bodens, während es bei Siren auf einen schmalen, erst im hinteren Theile der Nasen-

<sup>1</sup> Vergleiche über die Nasenkapsel von Siredon auch WIEDERSHEIM, Kopfskelet der Urodelen (Morph. Jahrbuch. Bd. III. pag. 471). Jene Darstellung ist in so fern zu berichtigen, als die Kapsel seitlich unvollständig ist, da Boden und Dachtheil nur dicht hinter der Apertura externa durch den erwähnten Knorpelpfeiler verbunden sind. Auch besteht für den R. nasalis trigemini kein besonderes abgegrenztes Loch in der knorpeligen Kapsel. Es ist nur ein feiner Seitenzweig dieses Nerven, der sich früh vom Hauptstamme abspaltet und selbständig die Kapsel durchsetzt, den WIEDERSHEIM auf pag. 472 bespricht und auf Taf. XXI Fig. 28 durch einen Pfeil andeutet.

höhle an Breite gewinnenden Streifen beschränkt ist. Bei beiden Formen zeigt die Riechschleimhaut einen knospenartigen Bau. Beim Axolotl sind diese Knospen indess unregelmäßiger und streckenweise ist die Schleimhaut kontinuierlich angeordnet, ein Verhalten, das durch die Jugendlichkeit des untersuchten Exemplars bedingt sein kann, da bei noch jüngeren Thieren die Schleimhaut überhaupt nichts von Knospen erkennen lässt. Siren fehlen BOWMAN'sche Drüsen, die beim Axolotl reichlich vorhanden sind.

Das respiratorische Epithel ist bei Siren umfänglicher entfaltet als beim Axolotl; während es bei letzterem auf die untere laterale Ecke des Geruchssackes beschränkt ist und nur im vorderen Theil der Nasenhöhle auch auf die seitliche Wand sich ausdehnt, überzieht es bei Siren den größeren lateralen Theil des Bodens, dazu wird seine Oberfläche durch die Faltenbildungen ganz erheblich vergrößert. Im vorderen Theil der Nasenhöhle vom Axolotl formirt der respiratorische Theil der Schleimhaut eine deutlich gegen das Lumen der Nasenhöhle abgegrenzte Rinne, welche die Mündungen des Thränenkanals aufnimmt (die seitliche Nasenrinne). Eine ähnliche Bildung ist bei Siren nicht vorhanden, wenngleich sich das respiratorische Epithel mit seinen Faltenbildungen bis zur Apertura externa hin verfolgen lässt. Bei beiden Formen liegt die Apertura nasalis interna lateral zum Lumen der Nasenhöhle und im Gebiet der Regio respiratoria der Schleimhaut.

Bei beiden Formen geht von der Nasenhöhle eine blindsackartige Ausstülpung aus, die Sinnesepithel trägt: beide besitzen ein JACOBSON'sches Organ. In dem Verhalten desselben ergeben sich neben wichtigen Differenzen auch Übereinstimmungen in wesentlichen Punkten. Bei beiden Thieren liegt der Zugang zum Organ am Boden der Nasenhöhle, und zwar gerade an der Grenze zwischen Regio olfactoria und Regio respiratoria. Da beim Axolotl diese Grenze stark lateral verschoben ist, entsprechend der Ausdehnung des Riechepithels über den ganzen Boden der Nasenhöhle, so liegt auch der Zugang zum JACOBSON'schen Organ ganz lateral; während bei Siren, wo die Riechschleimhaut einen größeren seitlichen Theil des Bodens frei lässt, der Zugang dicht an der medialen Wand des Geruchssackes sich findet (vgl. Fig. 2 G pag. 460 u. Fig. 6 G pag. 473). Demgemäß liegt das Organ bei letzterem unter, beim Axolotl seitlich von dem Cavum nasale. Bei beiden Formen setzt sich der Blind-sack des JACOBSON'schen Organs rückwärts in Form einer allmählich verstreichenden Rinne fort, die im Gebiet des respiratorischen Theiles



der Schleimhaut liegt. Bei Siren verläuft dieselbe am Boden der Nasenhöhle schräg nach lateral und hinten und verstreicht dicht vor der Apertura interna; bei Siredon liegt sie in der lateralen Ecke der Nasenhöhle und verliert sich am seitlichen Rande der inneren Nasenöffnung.

Beim Axolotl ist der Blindsack verhältnismäßig klein und ausschließlich mit Sinnesepithel ausgekleidet, und dieses setzt sich noch in die rinnenförmige Verlängerung des Organs nach hinten fort; bei Siren dagegen ist der Blindsack viel umfänglicher und das Sinnesepithel auf einen medialen Theil desselben beschränkt, während ein zweiter größerer und selbständig nach vorn entwickelter Abschnitt indifferentes, hohes Cyliinderepithel (vorwiegend) trägt. Es könnte die Vorstellung entstehen, als sei der Blindsack von Siren durch eine Ausstülpung der Nasenhöhlenwand entstanden, die sowohl Sinnesepithel als respiratorisches Epithel betroffen hätte, während bei Siredon nur das spezifische Epithel in Mitleidenschaft gezogen worden wäre. Hier wie dort ist das Sinnesepithel kontinuierlich ohne Andeutungen von Knospenbildungen und unterscheidet sich hierdurch vom spezifischen Epithel der Regio olfactoria.

Bei beiden Formen stehen mit dem Blindsack mächtig entfaltete Drüsen in Verbindung, deren Schläuche sich in medialer Richtung unter dem Geruchssack hin gegen das Septum narium ausdehnen. Zwischen diesem und der medialen Wandung des Geruchssackes breiten sie sich bei Siren gleichmäßig nach vorn und hinten, bei Siredon ausschließlich nach hinten aus. Die Drüsen von Siredon münden in der Nähe des blinden Endes des JACOBSON'schen Organs im Bereiche des Sinnesepithels desselben; für Siren konnte ich die Mündungsstelle am Boden des Blindsackes, und zwar an der Grenze seines medialen und lateralen Abschnittes, feststellen; ob sie im Bereich des Sinnesepithels erfolgt oder nicht, erlaubte mein Präparat nicht zu entscheiden.

Als Punkte der Übereinstimmung ergeben sich: 1) die Lage am Boden und an der Grenze zwischen Regio olfactoria und respiratoria; 2) die rinnenförmige Fortsetzung nach hinten im Bereich der Regio respiratoria; 3) die kontinuierliche Beschaffenheit des spezifischen Epithels; 4) die Drüsen in ihrer medialen Ausbreitung. Die Unterschiede kommen zum Ausdruck 1) in der Lage des Organs zur ganzen Nasenhöhle; 2. in der Entfaltung des Blindsackes und 3) in dem Verhalten der Schleimhautauskleidung desselben.

Es fragt sich nun, wie diese Differenzen zwischen beiden Formen

zu beurtheilen sind. Die mediale Lagerung des Organs bei Siren — darin schließe ich mich H. WILDER (43) an — ist als ein primitiver Zustand aufzufassen. Es stützt sich dieses Urtheil auf die Thatsache, dass allenthalben in der ontogenetischen Entwicklung die Anlage des Organs an der medialen Seite des Geruchssackes erfolgt (vgl. auch BURCKHARDT, 8). In der seitlichen Lage des Organs bei Siredon würde demnach ein Fortschritt in der Entwicklung zum Ausdruck kommen, ein Fortschritt, bei dem sich das JACOBSON'sche Organ als solches allerdings völlig passiv verhält. Es handelt sich um eine Verlagerung desselben, die von außer ihm liegenden Momenten abhängt. Trotz der verschiedenen Lage der Blindsäcke zur gesammten Nasenhöhle bei Siren und Siredon, erweisen sich die Stellen des Geruchssackes, an denen die Blindsäcke mit der Haupthöhle zusammenhängen, als homologe; denn sie liegen am Boden gerade an der Grenze zwischen Regio olfactoria und Regio respiratoria. Die Verlagerung der Kommunikationsstelle ist eine Folge von Verschiebungen, die den ganzen Geruchssack betreffen.

Der Vergleich von Fig. 2 pag. 459 und Fig. 6 pag. 472 ergibt, dass bei beiden Thieren die Riechschleimhaut am Dache des Geruchssackes ziemlich gleich weit in lateraler Richtung ausgedehnt ist, während sie sich am Boden bei Siredon viel weiter seitwärts erstreckt als bei Siren. Im Vergleich zu Proteus hat beim Axolotl wie bei Siren das Lumen des Cavum nasale an Umfang gewonnen; die hiermit Hand in Hand gehende Vergrößerung der Wandflächen kommt vorwiegend bei ersterem dem sensoriiellen Theile der Schleimhaut, bei letzterem dem respiratorischen Abschnitt zu Gute. Die Ausdehnung der Regio olfactoria bei Siredon erfolgt vorwiegend in den vom Septum auf den Boden übergreifenden Partien und führt so zu der Verlagerung der Grenzlinie zwischen specifischem und indifferentem Epithel und somit auch zu einer Verlagerung des JACOBSON'schen Organs. Ein zweiter Faktor, welcher bestimmend auf die Richtung einwirkt, in welcher diese Verschiebung erfolgt, ist in dem Raumverhältnisse des Schädels gegeben. Bei der starken Abplattung desselben ist eine räumliche Entfaltung des Cavum nasale nur im queren Durchmesser möglich. Lässt sich doch bei der Übersicht der Amphibien überhaupt in aller Deutlichkeit erkennen, wie die Nasenhöhle in dem Maße, als ihr Lumen an Umfang gewinnt, sich immer ausgesprochener dem platten und breiten Schädel anpasst.

Demnach stellt sich die seitliche Lage des JACOBSON'schen Organs beim Axolotl als eine Folge der seitlich gerichteten Entfaltung des

Nasenhöhlenlumens dar. Es würde sich nun weiter die Frage erheben, wie der Bau des Organs bei Siren und Siredon zu beurtheilen ist. Bei ersterem empfängt der Blindsack eine Bekleidung durch sensorielles und indifferentes Epithel; bei letzterem ausschließlich durch Sinnesepithel. Das indifferente Epithel des Blindsackes bei Siren unterscheidet sich in seinem histologischen Verhalten von dem respiratorischen Epithel der Nasenhöhle. Letzteres ist ein mehrschichtiges kubisches Epithel, dessen oberflächlichste Zellen abgeplattet sind, während das des Blindsackes ein hohes mehrschichtiges Cylinderepithel ist. Dasselbe findet sich in dem seitlichen Theil des JACOBSON'schen Organs; es wurde erwähnt, dass an der seitlichen Ecke desselben — wahrscheinlich — Sinnesepithel sich findet. Die zugehörige Drüse mündet beim Axolotl an der Spitze des Blindsackes im Bereiche des Sinnesepithels, bei Siren am Boden des Organs an der Grenze des medialen und lateralen Abschnittes, wobei unentschieden bleiben musste, ob im Gebiet des specifischen oder des indifferenten Epithels. Diese Thatfachen veranlassen mich zu der Annahme, dass die gesammte Blindsackbildung von Siren ursprünglich ausschließlich Sinnesepithel trug, dass aber mit der sehr mächtigen Entfaltung der Ausstülpung eine stellenweise Rückbildung des specifischen Epithels stattgefunden hat. Solche partiellen Reduktionen von Sinnesepithel sind nichts Ungewöhnliches; es werden uns weiter unten noch analoge Beispiele begegnen. Auch braucht wohl nicht besonders betont zu werden, dass die Rückbildung des specifischen Epithels im lateralen Theile des Blindsackes keineswegs als ein Zeichen in Anspruch genommen zu werden braucht, das auf eine Rückbildung des ganzen Organs deute. Vielmehr bahnt sich durch diese Sonderung des Organs in zwei verschiedenartige Abschnitte eine höhere Ausgestaltung desselben an. Demnach wäre der Befund bei Siren von einem einfacheren Zustand abzuleiten, wo ein kleinerer aber allseitig mit Sinnesepithel ausgekleideter Blindsack bestand. Auf dieser Entwicklungsstufe finden wir das Organ bei Siredon. Das JACOBSON'sche Organ des Axolotls bewahrt in seinem Bau primitive Verhältnisse, entfernt sich aber durch seine seitliche Lage von dem hypothetischen Ausgangsstadium. Gerade umgekehrt zeigt Siren in der Ausgestaltung des Blindsackes eine höhere Entwicklung, während die primitive Lage bewahrt bleibt. Damit ergibt sich für beide Formen hinsichtlich des JACOBSON'schen Organs eine Divergenz des phyletischen Entwicklungsganges.

Das eigentliche JACOBSON'sche Organ setzt sich in beiden Fällen



nach hinten in eine Rinne fort, die bis zur *Apertura nasalis interna* verfolgbar ist. Bei Siren geht dabei das hohe *Cylinderepithel* allmählich in das gewöhnliche Epithel der *Regio respiratoria* über. Bei Siredon setzt sich das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs nach hinten im Bereich der Rinne in mehrschichtiges *Cylinderepithel* fort, wie es sich auch in der ganzen *Regio respiratoria* findet. Bei beiden Formen tritt also die *Regio respiratoria* zu dem Organ in Beziehung. Für Siren wurde bereits auf die funktionelle Bedeutung der Rinne als Zuleitungsapparat für das eigentliche Sinnesorgan hingewiesen; Ähnliches gilt auch für Siredon. Hier liegt die *Apertura nasalis interna* lateral zum hinteren Ende der Haupthöhle; der expiratorische Wasserstrom wird — wenigstens im hinteren Theil des *Cavum nasale* — in der lateralen Hälfte des Geruchskanals am intensivsten sein; so liegt auch hier die Bedeutung des hinteren Abschnittes der seitlichen Nasenrinne als Zuleitungsapparat für den Blindsack auf der Hand. Es sei noch darauf hingewiesen, dass die Richtung, in welcher die Ausstülpung des JACOBSON'schen Organs erfolgt, der Richtung des expiratorischen Stromes entspricht. Es fängt sich das ausströmende Wasser gewissermaßen in dem Blindsack, und es wird so eine innige Berührung mit den Sinnesapparaten desselben ermöglicht. Bei Siredon tritt zum Theil wohl wegen der geringen Entfaltung der *Regio respiratoria* der Zuleitungsapparat viel augenfälliger hervor als bei Siren, doch macht sich in der Ausdehnung bis in die *Apertura nasalis interna* hinein ein deutlicher Fortschritt in seiner Ausgestaltung geltend.

Bei der Vorführung des Befundes von Siredon stellte ich das Verhalten des JACOBSON'schen Organs so dar, als sei dasselbe ein Theil der seitlichen Nasenrinne, die von der *Apertura externa* bis zur *Apertura interna* die ganze Länge des Geruchssackes durchsetzt. In der That erhält man bei einer unbefangenen Prüfung der Nasenhöhle diesen Eindruck, da das Organ direkt in der Verlängerung des vorderen mit indifferentem Epithel ausgekleideten Abschnittes der seitlichen Nasenrinne liegt, gegen den es allerdings durch die größere Tiefe und die nach vorn gerichtete Ausstülpung scharf abgegrenzt ist. Bei Siren besteht im vorderen Theil der Nasenhöhle keine Andeutung einer seitlichen Nasenrinne. Hier tritt das respiratorische Epithel wohl in Beziehung zu der spaltförmigen Öffnung des Blindsackes, indem es dieselbe in Form einer Falte begrenzen hilft; indess liegt die Hauptmasse des respiratorischen Epithels lateral von dem Spalt und setzt sich von hier aus nach vorn bis zur *Aper-*



tura externa nasalis fort, und zwar ohne eine Andeutung einer rinnenförmigen Einsenkung erkennen zu lassen. Die unregelmäßigen Falten, die die indifferente Schleimhaut formirt, verstreichen im vorderen Abschnitt des Cavum.

Bei Siredon dagegen kommt durch die seitliche Verschiebung des JACOBSON'schen Organs in Verbindung mit der viel geringeren Entfaltung des respiratorischen Epithels im mittleren Abschnitt der Nasenhöhle, der Zugang zu dem Blindsack gerade hinter das indifferente Epithel des vorderen Abschnittes des Geruchssackes zu liegen.

Dass nun das JACOBSON'sche Organ einen Einfluss gehabt hat auf die rinnenförmige Gestaltung dieses Abschnittes, ist wohl nicht anzunehmen. Einmal kann man sich ein funktionelles Zusammenwirken beider Theile nicht recht vorstellen. Bei der Richtung des Blindsackes nach vorn kann die an der Apertura nasalis externa beginnende Rinne nicht als Zuleitungsapparat für das JACOBSON'sche Organ aufgefasst werden, da ein von vorn kommender inspiratorischer Strom über die Öffnung des Blindsackes hinwegstreichen wird. Auch fehlt bei Siren trotz der höheren Entwicklung des JACOBSON'schen Organs und trotz der größeren Entfaltung des respiratorischen Epithels eine gleichwerthige Einrichtung. Nun nimmt die Rinne den Thränenkanal auf, und es wäre möglich, dass sie diesem ihre Entstehung verdankt. Das Fehlen der Rinne bei Siren, wo kein Thränenkanal besteht, wäre in diesem Sinne verwertbar. Dass der Ductus naso-lacrymalis Anlass geben kann zur KomPLICIRUNG des Nasenhöhlenlumens, dafür scheint mir der Zustand bei Anuren zu sprechen, wo derselbe in eine eigene Blindsackbildung endet. Vielleicht dient die einfache Rinne bei Siredon als Weg, um die Flüssigkeit, welche durch den Thränenkanal in die Nasenhöhle eintritt, der Apertura externa zuzuführen und entstand durch die Anpassung an diese Funktion. Jedenfalls wird anzunehmen sein, dass die Rinne im vorderen Theil der Nasenhöhle erst sekundär in bestimmte Lagebeziehungen zum JACOBSON'schen Organ getreten ist. Demnach lassen sich an der als seitliche Nasenrinne bezeichneten Bildung drei ungleichwerthige Abschnitte unterscheiden. Der älteste Theil ist der mittlere, der Sinnesepithel trägt und durch die Blindsackbildung komPLICIRT ist; daran schließt sich der hintere Abschnitt, der mit indifferentem Epithel bekleidet ist und sich bis zur Apertura interna fortsetzt; er bildet einen Hilfsapparat für das Sinnesorgan und tritt bereits bei Siren auf. Dazu kommt als jüngstes Glied der vorderste Theil, welcher gleichfalls respiratorisches Epithel trägt

und die Mündung des Thränenkanals aufnimmt. Seine Entstehung ist vielleicht mit dieser letzten Thatsache in Verbindung zu bringen. Er tritt sekundär in topographische Beziehungen zu dem mittleren Abschnitt. Die Bezeichnung JACOBSON'sches Organ ist in Rücksicht auf noch vorzuführende Verhältnisse auf den sensoriiellen Theil zu beschränken. Da der hintere wie der vordere Abschnitt der seitlichen Nasenrinne der Regio respiratoria angehört, so kommt das JACOBSON'sche Organ von Siredon, in viel ausgesprochener Weise als es bei Siren der Fall ist, in dieses Gebiet zu liegen.

Schon bei Siren und bei Siredon stehen mit dem JACOBSON'schen Organ besondere Drüsen in Verbindung und es ist damit eine Einrichtung gegeben, die fast allgemein verbreitet ist. Die mächtige Entfaltung der Drüsen, wie die Konstanz, mit der sie auftreten, lässt auf ihre wichtige funktionelle Bedeutung schließen. Worin diese Bedeutung liegt, lässt sich nur vermuthen. Bei der Beziehung, die das JACOBSON'sche Organ allenthalben zur Mundhöhle hat, wird das Sekret der zugehörigen Drüsen natürlich in diese abgeführt und es ist wohl möglich, dass es hier noch eine besondere Rolle zu spielen hat, eine Ansicht, die gelegentlich geäußert wurde. Aber unmöglich kann hierin ihre wesentliche Leistung liegen. Die anatomischen Beziehungen der Drüsen zu dem Sinnesorgan sind so enge, dass nothwendig ihre Funktion mit der Funktion des letzteren in Verbindung stehen muss. Um die Ansicht zu entwickeln, die ich mir über diese Frage gebildet habe, ist es nothwendig, kurz an die Bedeutung der Drüsen der Regio olfactoria der Nasenhöhle zu erinnern.

Von Amphibien an aufwärts finden sich sowohl bei wasser- wie bei luftlebenden Thieren in der Regio olfactoria BOWMAN'sche Drüsen. Das Sekret derselben überzieht die freie Oberfläche der Riechschleimhaut und dient so als schützende Decke für die sensiblen Endapparate. Die Zahl und die Vertheilung der Drüsen ermöglicht einen kontinuierlichen Abfluss und Ersatz der schützenden Flüssigkeitsschicht. Kleine Fremdkörper, die an der Fläche der Riechschleimhaut haften bleiben könnten, werden durch den kontinuierlichen Wechsel der Flüssigkeitsschicht entfernt und so die Oberfläche des Riechepithels stets rein gehalten. Das Sekret der BOWMAN'schen Drüsen erfüllt so eine ähnliche Aufgabe, wie die schleimsecernirenden Drüsen und Zellen in den Bronchien. Bei luftathmenden Thieren kommt noch das Feuchthalten der Schleimhaut hinzu. Außer durch diese Schutzfunktion erhält aber das Sekret noch dadurch Bedeutung,

dass es den direkten Kontakt zwischen dem riechenden Medium und den nervösen Endapparaten verhindert. Es muss also auch in Beziehung zur Geruchsperception stehen, indem es die Einwirkung der riechenden Substanzen auf die Endapparate vermittelt. Um die Bedeutung dieser Thatsache in das rechte Licht zu setzen, sei an die Verhältnisse der Regio olfactoria bei euosmatischen Säugethieren erinnert. Die eingerollten Theile der Muscheln liegen hier, und zwar vielfach gerade mit ihrem Riechepithel tragenden Abschnitt, direkt einander an; die äußerst feinen Spalten sind durch das Drüsensekret gefüllt; die Luftcirkulation kann hier ausschließlich in den von den Einrollungen umschlossenen Hohlräumen stattfinden; große Strecken der Riechschleimhaut sind von dem direkten Kontakt mit der Luft ausgeschlossen. Es liegt auf der Hand, dass in diesem Falle die Perception nur durch die Vermittlung der Flüssigkeitsschicht stattfinden kann, indem diese die Erregung durch die Spalten hin fortleitet. Man darf vielleicht noch weiter gehen und sagen, dass jenes enge Spaltensystem in der Regio olfactoria der Säuger nur entstanden sein kann unter der Bedingung, dass eine Vermittlung der Perception durch die die Riechschleimhaut überziehende Sekretschicht stattfindet.

Eine ähnliche doppelte Bedeutung schreibe ich dem Sekret der JACOBSON'schen Drüsen zu. Zunächst wird durch den jedenfalls reichlichen Erguss desselben die Reinhaltung des Blindsackes bewirkt, indem etwa eingedrungene körperliche Theile aus demselben gewissermaßen herausgespült werden. Mit dieser Annahme stimmt gut überein, dass sich die Drüsenmündungen meist am Ende des Blindsackes oder doch in der Nähe desselben finden. Da die Oberfläche des Sinnesepithels mit dem Sekret befeuchtet ist, wird dasselbe auch hier die Erregung der sensiblen Endapparate zu vermitteln haben. Noch wichtiger wird diese Aufgabe in den Fällen, wo, wie bei Siredon, die Lichtung des JACOBSON'schen Organs sehr eng ist, so dass von einem Eindringen des expiratorischen Stromes in die Tiefe des Blindsackes, der überdies noch das Drüsensekret enthält, kaum die Rede sein kann und damit der direkte Kontakt des zu prüfenden Stromes mit den sensiblen Endapparaten absolut ausgeschlossen ist. Auch hier wird das Drüsensekret die Erregung der in der Tiefe des Blindsackes liegenden Sinnesapparate vermitteln, in ähnlicher Weise wie in den engen Spalten in der Regio olfactoria gewisser Säugethiere. Eben so erkläre ich mir auch die Erregung des JACOBSON'schen Organs bei den Säugethieren. Der Blindsack,



den dasselbe hier formirt, ist sehr lang, sein Lumen sehr eng; auch hier münden die meist mächtig entfalteten Drüsen in der Nähe des geschlossenen Endes. Nun kommen bei Säugethieren in der Umgebung des Blindsackes gelegentlich wohl venöse, cavernös angeordnete Gefäße und glatte Muskelzellen vor (vgl. PIANA [29], HERZFELD [18]), unter deren Einfluss eine Veränderung des Lumens, vielleicht auch eine Aspirationswirkung zu Stande kommen kann; aber derartige Einrichtungen sind keineswegs allgemein verbreitet. Über die Schwierigkeit, wie wir uns in diesen Fällen die Erregung der in der Tiefe des Blindsackes verborgenen nervösen Endapparate vorzustellen haben, hilft uns die Annahme hinweg, dass das Sekret der mächtigen Drüsen dieselbe vermittele. Wie sich im Speciellen ein derartiger Vorgang abspielt, ist schwer zu bestimmen, doch kann man sich denselben so vorstellen, dass die sensoriell zu prüfenden Substanzen in dem Sekret aufgelöst werden, oder dass eine chemische Wechselwirkung zwischen denselben und dem Drüsenprodukt statt hat.

## II. Urodelen.

### Triton (Fig. 9 A—I).

Untersucht wurden Triton taeniatus und T. alpestris. Beide Formen bieten in allen wesentlichen Punkten Übereinstimmung.

Die Nasenhöhle ist in dem größten hinteren Abschnitte ziemlich stark abgeplattet, ihr Lumen stellt einen niedrigen, aber breiten Spalt dar, der schräg von medial und oben nach lateral und unten geneigt ist; diese Neigung wird in den hinteren Abschnitten ausgesprochener. An der lateralen Seite bildet die stark entwickelte seitliche Nasenrinne eine deutlich abgesetzte Ausbuchtung. Der Boden der Haupthöhle setzt sich ohne scharfe Grenze kontinuierlich in die untere Wand der Rinne fort. Dagegen ist das Dach der Haupthöhle durch die ganze Länge des Cavum nasale durch eine lippenförmig vorspringende Schleimhautfalte gegen die seitliche Nasenrinne abgegrenzt.

Die Riechschleimhaut, — die die typische Anordnung in Knospen erkennen lässt, — überkleidet den Boden und das Dach der spaltförmigen Haupthöhle; an der ganz niedrigen medialen Wand besteht im größeren hinteren Abschnitt eine Unterbrechung des Riechepithels. Der Boden erhält einen kontinuierlichen Überzug durch die spezifische Schleimhaut und es setzen sich die Riechknospen noch



in das Bereich der seitlichen Nasenrinne fort. Erst kurz vor der Choane macht das Riechepithel am Boden dem indifferenten Epithel Platz. —

Fig. 9 A.

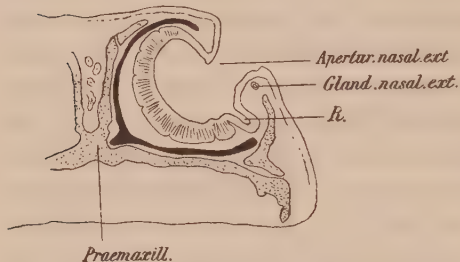


Fig. 9 B.

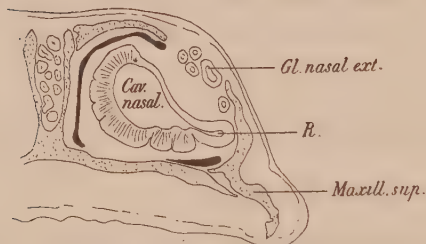
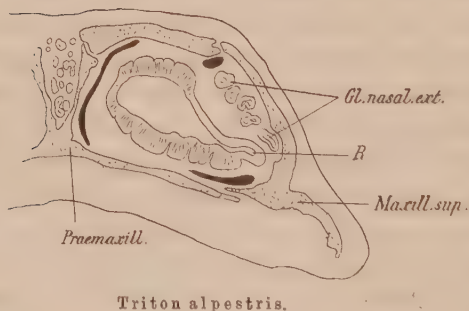


Fig. 9 C.

*Triton alpestris.*

Die Riechschleimhaut überkleidet den größten Theil des Daches; doch erreicht sie lateral ihre Grenze, bevor sie die lippenförmige Begrenzung der seitlichen Nasenrinne erreicht. Es besteht hier zwischen dem Rande der Falte und der lateralen Grenze des Riechepithels ein Streifen respiratorischen Epithels, der sich durch die ganze Länge der Nasenhöhle fortsetzt. —

Die seitliche Nasenrinne (*R* der Figg.) selbst ist in ihrem vorderen, den Thränengang aufnehmenden Abschnitt (Fig. 9 A — D, *R*) mächtiger entfaltet als bei *Siredon*. Ihre Richtung ist horizontal gestellt und ziemlich geräumig. Nach vorn hin läuft sie wie beim Axolotl unterhalb des unteren Randes der Apertura externa hin, um, allmählich niedriger und unbedeutender werdend, ihr Ende an dem

vorderen kuppelförmigen Abschluss der Nasenhöhle zu finden.

Gleich hinter der Einmündung des Thränenkanals (Fig. 9 D, E) vertieft sich die Rinne (*Jacobs.Org.*) und ist nach vorn in einen ganz kurzen Blindsack ausgestülpt. Der vielschichtige Epithelbelag desselben weist zwischen sehr hohen Cylinderzellen Sinneszellen auf; diese Thatsache in Verbindung mit dem Nachweis des Zutritts

Fig. 9 D.



Fig. 9 E.

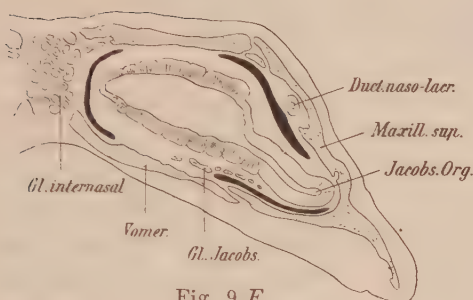
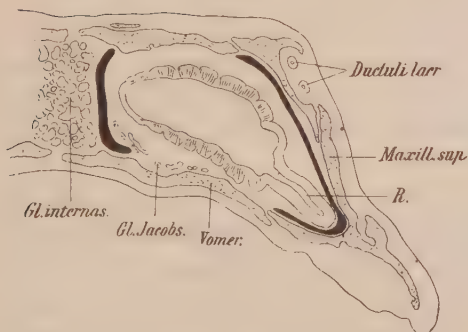


Fig. 9 F.



Fig. 9 G.



Triton alpestris.

von Olfactoriuszweigen beweist die sensorielle Natur des Epithels. Die Sinneszellen stehen am zahlreichsten am Boden der Rinne; und es geht von hier aus das spezifische Epithel am Dache der Rinne ganz allmählich in das aus niedrigen Cylinderzellen bestehende respiratorische Epithel über; am Boden dagegen schließt das gleichmäßige Sinnesepithel der Rinne kontinuierlich an die Riechknospen der Regio olfactoria an (Fig. 9 F). In der Fortsetzung der Rinne nach hinten geht das Sinnesepithel derselben in ganz allmählichem Übergange in gewöhnliches respiratorisches Epithel über (Fig. 9 G, H).

In das vordere Ende des Blindsackes mündet eine mächtig entfaltete Drüse, deren Ausbreitung unter dem Boden der Nasenhöhle hin medialwärts erfolgt (*Gl. Jacobs*.).

Triton (*alpestris* und *cristatus*) ist demnach im Besitz eines JACOBSON'schen Organs, das in allen wesentlichen Punkten mit dem von Siredon übereinstimmt. Ein Unterschied besteht nur in der viel geringeren Entfaltung des Blindsackes.

Ein wichtiger Fortschritt macht sich im hinteren Theil der Nasenhöhle an der seitlichen Nasenrinne geltend. Beim Axolotl endet dieselbe an der lateralen Wand der *Apertura nasalis interna*. Bei Triton

ist die Rinne in ihrem hinteren Abschnitt viel umfanglicher, tiefer und sie setzt sich durch die innere Nasenöffnung hindurch auf das Dach der Mundhöhle fort. Ihr Boden wird dabei von einer medialwärts vorspringenden scharfrandigen Leiste gebildet (vgl. Fig. 9 I und Fig. 18 pag. 508 *Gaumenfortsatz*). Am Gaumen erstreckt sich die Rinne weit über die eigentliche *Apertura nasalis interna* hinaus nach hinten und läuft schließlich am inneren Rande des Kiefers aus. Durch diese Verhältnisse nimmt die Choane von Triton ihre charakteristische Form an. Die medial liegende Hauptöffnung ist nach lateral und hinten in einen Spalt ausgezogen, der in der be-

Fig. 9 H.

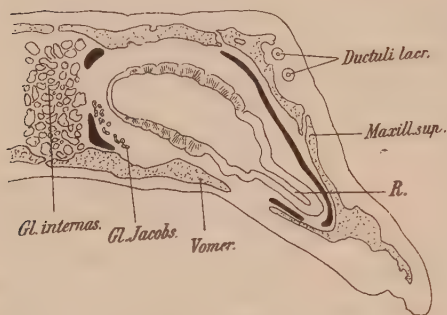
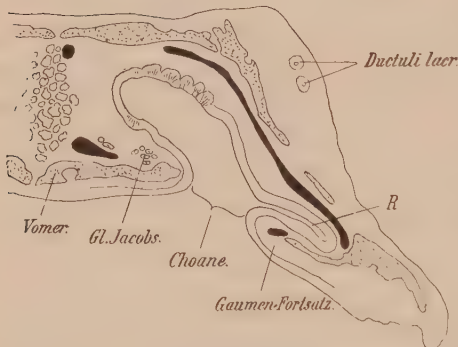


Fig. 9 I.



*Triton alpestris*. Frontalschnitte durch die Nasenhöhle.  
Vergr. ca. 18 : 1.

zeichneten Richtung gegen den Kiefferrand ausläuft. Die ~förmig gekrümmte Form des Spaltes ist durch die Gestalt jener Leiste bedingt, die den Boden der seitlichen Nasenrinne bildet. Analoge Verhältnisse des hinteren Endes der seitlichen Nasenrinne, und damit der Gestaltung der Choanenöffnung, finden sich bei *Salamandra* und bei *Anuren*; ich komme später auf die Bedeutung dieser Einrichtungen zurück.

Den bisher besprochenen Formen gegenüber ergibt sich bei Tritonen ein Fortschritt durch die größere Entfaltung des Gesamtlumens der Nasenhöhle. Diese erfolgt in Anpassung an die gegebenen räumlichen Verhältnisse des Schädels im Querdurchmesser. Zum Theil mag mit dieser Entfaltung des Lumens eine Entfaltung

des Riechepithels am Boden der Nasenhöhle Hand in Hand gegangen sein; dagegen findet am Dachtheile der Wandung eine Zunahme des indifferenten respiratorischen Epithels statt. Eine Ausgestaltung hat ferner die seitliche Nasenrinne betroffen, so weit dieselbe nicht das JACOBSON'sche Organ darstellt.

### *Salamandra maculata*

(in der Metamorphose).

(Fig. 10 A—K).

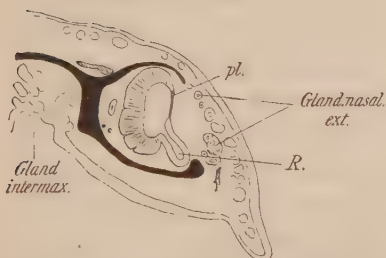
Die Nasenhöhle von *Salamandra* zeigt zur Zeit der Metamorphose eine weitgehende Übereinstimmung mit den Befunden beim Axolotl.

Die allgemeine Form der Nasenhöhle stimmt mit der von *Siredon* überein; das Lumen erscheint auf Frontalschnitten elliptisch; im vorderen Theil ist der größte Durchmesser senkrecht gestellt, weiter nach hinten ist er von oben medial nach unten lateral geneigt; diese schräge Stellung des größten Durchmessers ist viel ausgesprochener als beim Axolotl. An der unteren und seitlichen Ecke des Kanals verläuft von vorn nach hinten die seitliche Nasenrinne (*R*). Ihre Lage zur Haupthöhle wie ihre Abgrenzung zeigen ähnliche Verhältnisse wie beim Axolotl; nur ist die Rinne, namentlich in den weiter nach hinten liegenden Theilen, viel stärker entfaltet.

Fig. 10 A.



Fig. 10 B.



*Salamandra maculata* in der Metamorphose.

Auch lässt sie sich nach hinten weiter verfolgen; bei *Siredon* läuft sie am Beginne der Apertura nasalis interna aus, bei der Salamanderlarve setzt sie sich an der lateralen Wand derselben noch fort und läuft schließlich, stark seitlich abbiegend, am Dache der Mundhöhle aus (Fig. 10 H, I, K). Bei jüngeren Larven endet die Nasenrinne am seitlichen Rande der Apertura nasalis interna; erst kurz vor der Metamorphose dehnt sie sich in der angegebenen Weise weiter nach hinten aus.

Die Anordnung der Riechschleimhaut entspricht, wie aus dem Vergleich der Fig. 6 und



Fig. 10 ersichtlich, ziemlich genau den Verhältnissen bei Siredon. An der seitlichen Wand, zwischen der lateralen Grenze des Riechepithels und dem oberen Rande der seitlichen Nasenrinne, verläuft

auch hier ein Streifen indifferenten Epithels. Im vordersten Theil der Nasenhöhle dehnt sich an der bezeichneten Stelle von der hinteren Umrandung der Apertura externa her Plattenepithel eine Strecke weit nach hinten aus, welches nach und nach durch Cylinderepithel verdrängt wird (Fig. 10 *B*, *pl*).

An der seitlichen Nasenrinne ist wieder der vordere Abschnitt, der die Mündung des Ductus naso-lacrymalis aufnimmt, von dem hinteren zu unterscheiden. Gegen Axolotl ergibt sich eine geringfügige Differenz darin, dass der das JACOBSON'sche Organ darstellende Abschnitt direkt hinter der Mündung des Thränenkanals beginnt (in Fig. 10 *C* ist bereits die JACOBSON'sche Drüse auf dem Schnitt getroffen), während beim Axolotl die beiden Punkte mehr aus einander gerückt sind. Durch die plötzliche Vertiefung der Rinne ist das vordere Ende des JACOBSON'schen Organs ganz scharf begrenzt; doch fehlt eine blind-sackartige Ausstülpung. Gerade am Beginn der Vertiefung mündet die JACOBSON'sche Drüse. — Der Grund der Rinne trägt Sinnesepithel (Fig. 10 *D* — *E*, *Jacobs. Organ*), das sich

Fig. 10 C.

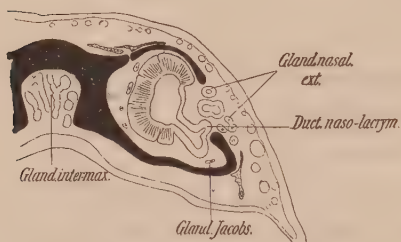


Fig. 10 D.

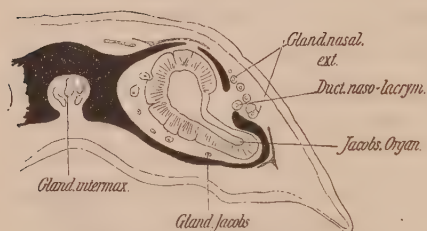


Fig. 10 E.

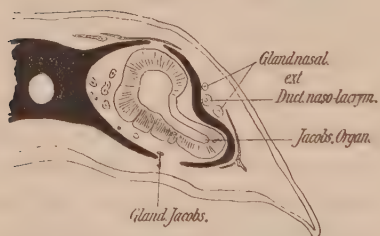
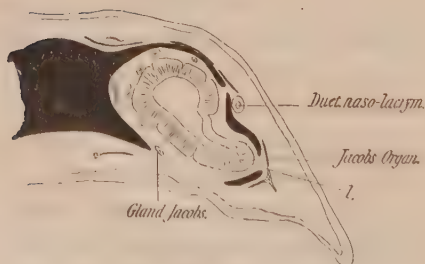


Fig. 10 F.



*Salamandra maculata* in der Metamorphose.

am Dache derselben schnell und in allmählichem Übergange in indifferentes Epithel fortsetzt. Am Boden der Rinne hängt das spezifische Epithel ohne scharfe Grenze mit dem Riechepithel zusammen,

Fig. 10 G.

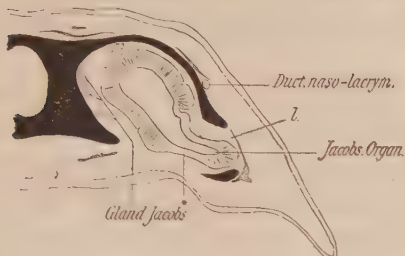


Fig. 10 H.

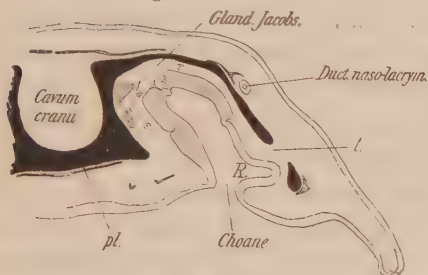


Fig. 10 I.

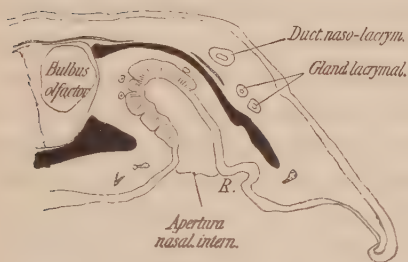


Fig. 10 K.



*Salamandra maculata* in der Metamorphose. Frontalschnitte durch die Nasenhöhle. Vergr. ca. 14 : 1.

das den Boden der Haupthöhle überkleidet. Es besteht also noch hier bis zur Metamorphose hin ein sehr enger Anschluss des spezifischen Epithels der Regio olfactoria an das des JACOBSON'schen Organs.

In der beschriebenen Weise lässt sich das JACOBSON'sche Organ nach hinten verfolgen bis in die Nähe der Choane. Kurz vor derselben wird das Sinnesepithel der Rinne von dem der Regio olfactoria durch einen Streifen indifferenten Epithels abgedrängt (Fig. 10 G\*); wenig weiter nach hinten schwindet das spezifische Epithel in der Rinne; und im Bereiche jenes Streifens indifferenten Epithels öffnet sich die Choane. Die Fortsetzung der Rinne ist mit Cylinderepithel ausgekleidet.

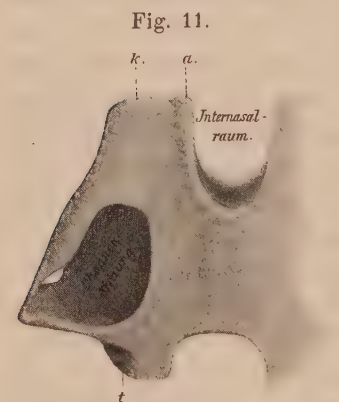
Der Entwicklungsgrad des JACOBSON'schen Organs ist bei den Salamanderlarven kaum niedriger als beim Axolotl. Zwar fehlt die Blindsackbildung, dafür dehnt sich aber das spezifische Epithel viel weiter nach hinten aus als bei *Siredon*.

Die Drüse des JACOBSON'schen Organs, die am vorderen Ende desselben mündet, zeigt eine analoge Anordnung wie

beim Axolotl. Außer dieser sind noch zu erwähnen die Gll. nasales externae, die an der oberen und hinteren Cirkumferenz der äußeren Nasenöffnung münden; ihre leicht gewundenen Schläuche dehnen sich nach hinten aus und liegen zunächst in einer Lücke, weiter nach hinten in einer leichten muldenförmigen Einsenkung der knorpiligen Nasenkapsel (Fig. 10 *Gland.nasal.ext.*). Zwischen ihnen verläuft der Thränenkanal nach hinten.

Das Knorpelskelet der Nasenhöhlen ist viel vollständiger als bei Siredon. Man kann es sich vorstellen als zwei neben einander liegende Röhren, die in ihrer Mitte durch ein breites solides Knorpelseptum verbunden sind. Die Höhe des Septums entspricht der der Röhren. Nach vorn ragen die letzteren frei vor und sind vorn mit

einer stumpfen Kuppel abgeschlossen (Fig. 11 *k*). Sie fassen den Internasalraum zwischen sich; derselbe empfängt ein knorpeliges Dach durch eine Platte, die vom oberen Rande des Septums ausgeht und seitlich mit den Knorpelröhren zusammenhängt (vgl. Fig. 10 *B* bis *D*). Auch nach hinten ragen die Knorpelröhren frei über das Septum hinaus, und fassen wiederum einen Ausschnitt, das vordere Ende der Schädelhöhle, zwischen sich; dieser Raum empfängt einen knorpiligen Boden durch eine horizontal gestellte Platte, die vom unteren hinteren Rande des Septums ausgeht und seitlich sich mit den Bo-



Salamandra maculata in der Metamorphose. Knorpelige Nasenkapsel; ventrale Ansicht. Nach einem Plattenmodell. Vergr. ca. 10 : 1.

den theilen der Knorpelröhren verbindet (vgl. *pl* Fig. 10 *H*, *I*, *K*). Die lateralen Wände dieses Ausschnittes setzen sich nach hinten kontinuierlich in die Seitenwände des Primordialcraniums fort; sie tragen ein rundliches Loch, durch welches der Olfactorius hindurchtritt. Die untere Fläche des Septums und jene Bodenplatte entsprechen der Gaumenfläche.

Die laterale Wand der Knorpelröhren trägt vorn eine große längsovale Öffnung; diese entspricht in ihrem vorderen Theil der Apertura nasalis externa; durch den hinteren Theil tritt der Thränenkanal. Im Übrigen ist die Seitenwand solid bis auf eine kleine Öffnung, die in der Nähe der Apertura interna und gerade an der Übergangsstelle zwischen seitlicher Wand und Boden gelegen ist

(vgl. Fig. 10 *F, G, H*). Nach hinten biegt die Seitenwand kontinuierlich in den hinteren Abschluss der Nasenkapsel um; nach oben geht sie in sanfter Wölbung in das Dach, nach unten in ziemlich scharfer Biegung in den Boden des Knorpelrohres über. Gleich hinter der Apertura externa ist sie in Form einer seichten Mulde eingebogen. In dieser Vertiefung der Oberfläche liegt der Thränenkanal und die Schläuche der äußeren Nasendrüse (Fig. 10 *D, E, F*). Die hintere Kuppel ist gleichfalls von einem Loch durchbrochen, durch welches der Nasenast des *N. trigeminus* hindurchtritt; diese Öffnung liegt lateral von der Fortsetzung der Nasenkapsel in die Seitenwand des Primordialcraniums; der Strich bei *t* auf Fig. 11 markirt die Lage derselben. — Der Boden der knorpeligen Röhren besitzt in seiner hinteren Hälfte und ganz lateral gerückt einen längsgestellten ovalen Ausschnitt, durch welchen sich die innere Nasenöffnung öffnet. Dieselbe ist allseitig knorpelig umgrenzt. — Wie erwähnt, biegt die Seitenwand der Nasenkapsel in scharfer Biegung in den Boden um; durch jene muldenförmige, ziemlich deutliche Einsenkung der seitlichen Nasenwand grenzt sich im Hohlraum des Nasenrohres, und zwar an der Übergangsstelle zwischen Boden und Seitenwand eine rinnenförmige Aushöhlung ab, in welcher die seitliche Nasenrinne mit dem JACOBSON'schen Organ eingelagert ist (vgl. auch Fig. 10 *D, E, F*). In der Gegend der Choanenöffnung wird die Rinne undeutlicher und entbehrt einer seitlichen Wand, da sich hier die erwähnte Lücke der Seitenwand findet. Sie läuft schließlich an der hinteren und seitlichen Ecke der Choanenwand aus, welche in seitlicher Richtung ausgezogen ist.

Im Allgemeinen füllt der Geruchssack den Hohlraum der Knorpelkapsel viel vollständiger aus, als es bei Siredon der Fall war; doch bleibt auch hier zwischen der medialen Wand desselben und der Nasenkapsel ein nach hinten sich verbreiternder Raum, der von Bindegewebe, eingelagerten Drüsen und Nerven ausgefüllt ist.

Das JACOBSON'sche Organ erhält hier in ziemlicher Ausdehnung eine knorpelige Umhüllung. Es besteht indess kein gesonderter JACOBSON'scher Knorpel; es ist ein Theil der gesammten Nasenkapsel, der zu dem Organ in Beziehung tritt.

### *Salamandra maculata.*

(Erwachsen.) (Fig. 12 *A—M*.)

Im allgemeinen Verhalten zeigt die Nasenhöhle von *Salamandra* eine große Ähnlichkeit mit der der Tritonen. Der Höhen-



Fig. 12 A.

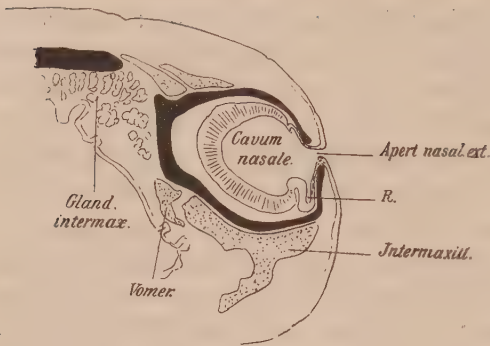


Fig. 12 B.

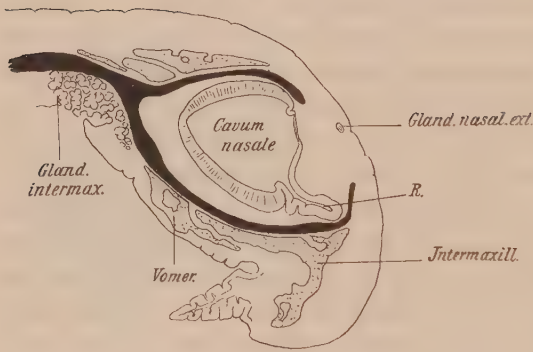
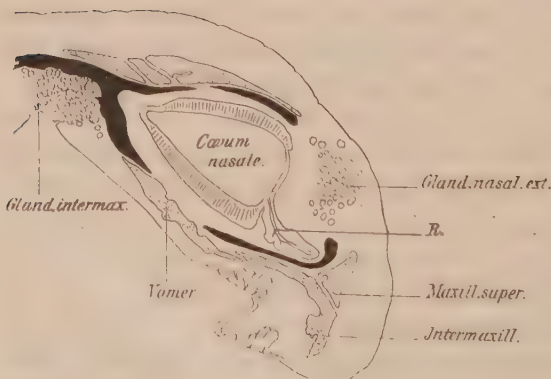


Fig. 12 C.



Salamandra maculata.

durchmesser des Cavum ist in dem größeren hinteren Abschnitt kleiner als bei Triton, dagegen hat der Querdurchmesser sich noch mächtiger entfaltet. Die seitliche Nasenrinne stellt durch ihre größere Tiefe einen ziemlich bedeutenden Nebenraum der Gesamtnasenhöhle dar.

Im vordersten Theil der Nasenhöhle, die nach vorn wieder kuppelförmig abgeschlossen ist und an der seitlichen Wand die Apertura externa trägt, ist der Querschnitt des

Lumens annähernd kreisförmig (Fig. 12 A, B). Eine kurze Strecke hinter der äußeren Nasenöffnung nimmt das Lumen auf Frontalschnitten eine dreieckige Gestalt an. Die Spitze des Dreiecks ist medial und aufwärts gerichtet, während die Basis durch die laterale Wand des Cavum gebildet wird (Fig. 12 C). Weiter nach hinten vergrößert sich der quere Durchmesser des Geruchs-sackes, der etwas

Fig. 12 D.

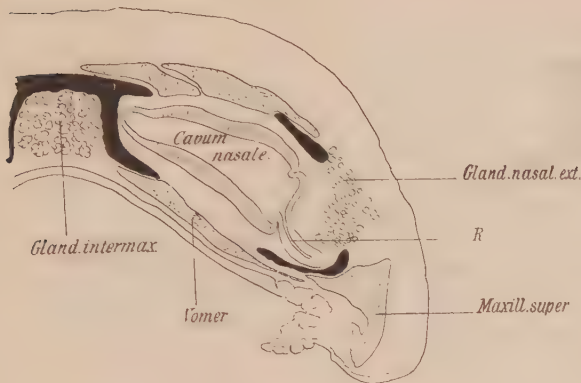


Fig. 12 E.

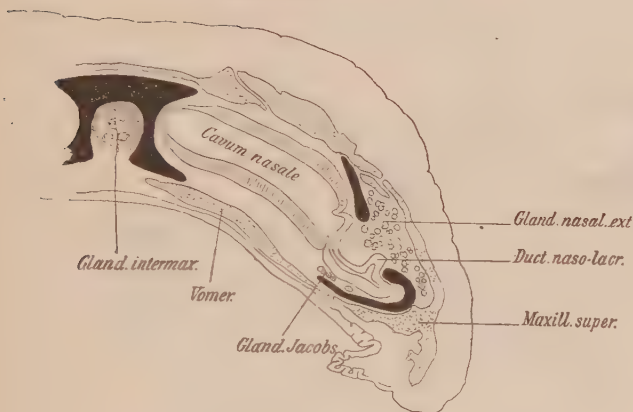
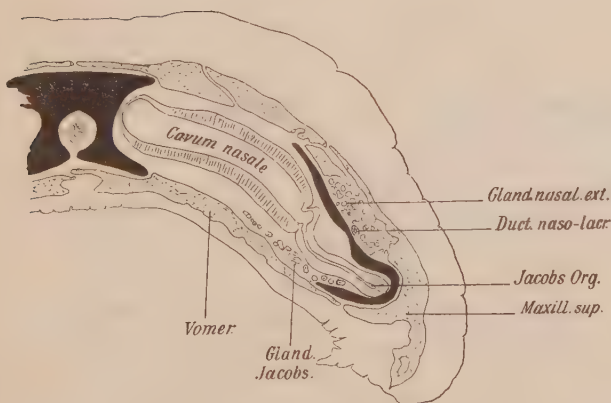


Fig. 12 F.



*Salamandra maculata.*

schräg nach lateral und unten gestellt ist, ziemlich schnell, die Höhe der seitlichen Wand nimmt ab, und es nimmt das Lumen allmählich die Form eines niedrigen, aber sehr breiten Spaltes an. Der größte Durchmesser desselben ist schräg nach lateral und unten geneigt; weiter nach hinten tritt dann immer deutlicher auf den Frontalschnitten eine bogenförmige Gestalt des Spaltes hervor, und zwar so, dass die mediale Hälfte horizontal steht, während die laterale etwas nach unten abgebogen ist (Fig. 12 H—K). Am Boden, im Bereiche des lateralen Abschnittes, öffnet sich die Choane. Der mediale Theil setzt sich nach hinten noch über die

Fig. 12 G.

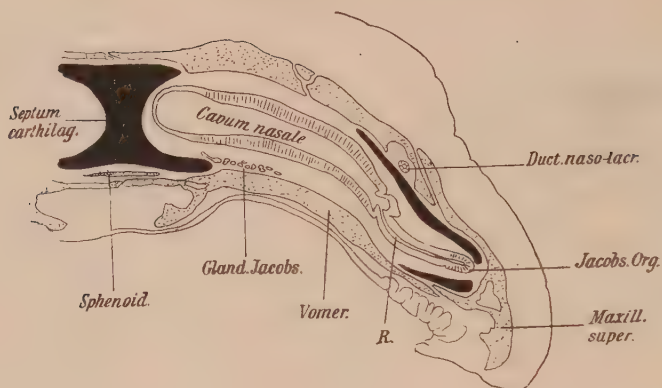


Fig. 12 H.

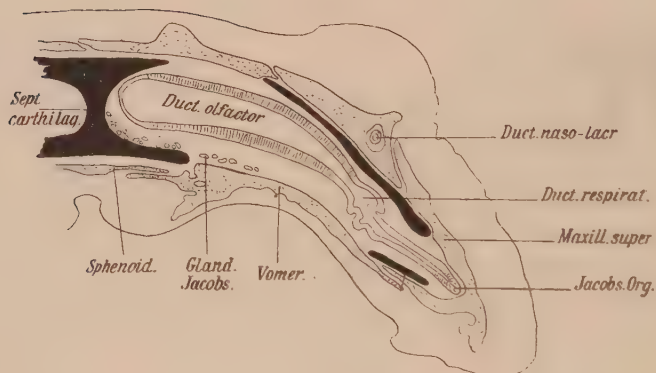
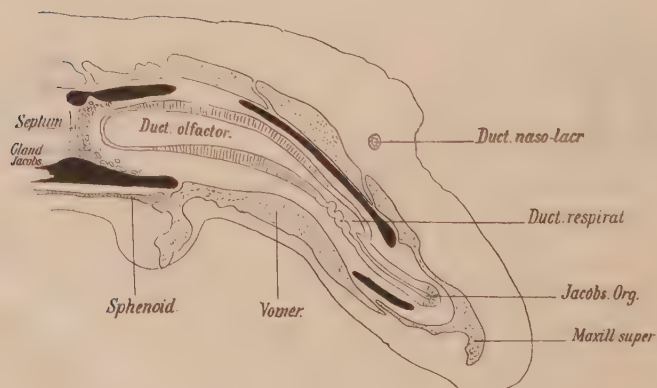


Fig. 12 I.



*Salamandra maculata.*





Apertura interna hinaus fort und ist dann kuppelförmig abgeschlossen (Fig. 12 *M*, *Cav.nas.*).

Das Riechepithel überzieht das Dach und den Boden des Geruchssackes; die niedrige mediale Wand bleibt fast in ihrer ganzen Länge davon frei, nur im vordersten Theile geht die Riechschleimhaut vom Boden kontinuierlich längs der medialen Wand in die des Daches über. Die Rückbildung der specifischen Elemente an der niedrigen medialen Wand trat schon bei Triton in die Erscheinung; sie ist beim Salamander noch ausgeprägter entwickelt. In den hinteren Abschnitten der Nasenhöhle greift das indifferente Epithel auch noch in geringem Maße auf das Dach und den Boden über und setzt sich in den hinteren kuppelförmigen Abschluss der Haupthöhle fort.

Für die Besprechung der lateralen Ausdehnung der Regio olfactoria ist es nöthig, die Anordnung der seitlichen Nasenrinne (*R*) zu berücksichtigen. Diese beginnt wie bei Triton als seichte Einsenkung, deren Lumen gerade nach unten gerichtet ist, am vorderen kuppelförmigen Abschluss der Nasenhöhle, zieht unter der Apertura externa hin, an der Stelle, wo der Boden des Cavum nasale in die seitliche Wand umbiegt. Während das Lumen der Rinne sich vertieft, geht es aus der gerade nach unten sehenden Richtung allmählich in eine laterale und wenig nach unten geneigte Stellung über, die es weiterhin beibehält. Im hinteren Theil der Nasenhöhle, wo sich auf den Frontalschnitten die bogenförmige Anordnung des Lumens zeigt, liegt die Lichtung der Rinne gerade in der Verlängerung des Lumens der Haupthöhle (Fig. 12 *H*, *I*, *K*).

Im vorderen Theil der Nasenhöhle, wo das Lumen im Frontalschnitt die dreieckige Gestalt besitzt, ist eine laterale Wand des Cavum deutlich. Weiter nach hinten reducirt sich die seitliche Wand mehr und mehr, in dem Maße als das Lumen die spaltförmige Konfiguration annimmt. In der vorderen Hälfte der Nasenhöhle biegt die laterale Wand derselben ohne scharfe Abgrenzung in das Dach der seitlichen Nasenrinne um, in der hinteren Hälfte zeigt sie sich etwas schärfer durch eine lippenförmig vorspringende Falte von dieser abgesetzt (Fig. 12 *G—K*). Diese laterale Wand trägt in ihrer ganzen Länge indifferentes Epithel, welches sich in den vorderen zwei Dritteln der Nasenhöhle durch eine leichte faltenförmige Erhebung scharf gegen die Riechschleimhaut des Daches abgrenzt.

Im hinteren Drittel ändern sich allmählich diese Verhältnisse. Die scharfe Grenze zwischen respiratorischer und sensorieller Schleim-

haut schwindet, und es setzt sich das indifferente Epithel von der nunmehr ganz niedrigen seitlichen Wand auch auf eine mehr und mehr an Ausdehnung zunehmende Strecke des Daches der Haupthöhle fort (Fig. 12 *H—L*). Kurz vor der Choane ist schließlich der ganze Theil des Daches mit indifferentem Epithel überzogen, der dem lateralen, nach unten abgebogenen Abschnitt des Cavum nasale angehört. Es wird also im hinteren Drittel der Nasenhöhle die Regio olfactoria mehr und mehr eingeschränkt, indem das respiratorische Epithel von der seitlichen Wand her auf das Dach übergreift.

Ähnliches zeigt sich am Boden der Nasenhöhle. Der Boden der Haupthöhle liegt ziemlich in einer Flucht mit dem Boden der seitlichen Nasenrinne, aber er ist durch eine, nur im hinteren Drittel stellenweise undeutliche, faltenförmige Erhebung von diesem abgegrenzt. In den vorderen zwei Dritteln der Nasenhöhle reicht die Regio olfactoria gerade bis zu jener, die Begrenzung der seitlichen Nasenrinne abgebenden Falte. Weiter nach hinten aber dehnt sich das indifferente Epithel in zunehmendem Maße von dieser Stelle aus medialwärts aus; dabei verwischt sich die scharfe Grenze zwischen specifischem und indifferentem Epithel, so dass ersteres allmählich in letzteres übergeht. Schließlich trägt auch der Theil des Bodens, der dem lateralen, nach unten abgebogenen Abschnitt der Haupthöhle angehört, einen Überzug von indifferentem Epithel (Fig. 12 *K*).

Man kann diese Verhältnisse wie folgt formuliren. Am vordersten Ende des Geruchssackes überkleidet das Sinnesepithel kontinuierlich den nach vorn gerichteten kuppelförmigen Abschluss und erstreckt sich von hier aus in Form zweier breiter Streifen am Dach und am Boden der Nasenhöhle nach hinten. In den vorderen zwei Dritteln ist es der ganze Boden und das ganze Dach, welche Riechschleimhaut tragen, während die an Flächenausdehnung unbedeutende mediale und laterale Wand mit respiratorischem Epithel bekleidet ist. Im hinteren Drittel dehnt sich nun das indifferente Epithel von der Seite her sowohl am Dache wie am Boden der Haupthöhle medialwärts in allmählich zunehmender Weise aus. Damit ist eine Sonderung der Haupthöhle in zwei Abschnitte gegeben, die neben einander angeordnet und nicht scharf gegen einander abgegrenzt sind: ein medialer, den man als Ductus olfactorius bezeichnen könnte, weil seine Wandungen die Riechschleimhaut tragen und einen lateralen, den Ductus respiratorius, der durch das indifferente Epithel seiner Wandungen bestimmt ist. Die Choanenöffnung liegt im Bereich dieses lateralen, respiratorischen Abschnittes.

Eingeleitet fanden sich diese Verhältnisse schon bei Tritonen, bei denen sich indifferentes Epithel an den korrespondirenden Stellen angeordnet findet. Bei Salamandra zeigt dasselbe nur eine größere regionale Entfaltung, und so kommt es zur schärferen Ausprägung jener zwei Abschnitte.

Die seitliche Nasenrinne schließt in ihrer Anordnung direkt an die Verhältnisse bei Triton an; in ihrem vorderen, den Thränenkanal aufnehmenden Abschnitt ist sie bereits tiefer als bei Triton; direkt hinter der Mündung des Ductus naso-lacrymalis schließt wiederum der das JACOBSON'sche Organ enthaltende Abschnitt an. Diese Strecke ist gegen den vorderen Abschnitt durch die Zunahme der Tiefe der Rinne abgesetzt, doch fehlt eine nach vorn gerichtete Ausstülpung. Das Sinnesepithel ist beschränkt auf den seitlich gerichteten Grund der Rinne, während die obere und untere Wand der letzteren mit indifferentem Cylinderepithel bekleidet ist (Fig. 12 *F—I*, *Jacobs.Org.*). Bei Siredon, Triton und auch noch bei der Salamanderlarve ließ sich der enge Anschluss des Sinnesepithels des JACOBSON'schen Organs an das Riechepithel des Bodens erkennen. Beim erwachsenen Salamander ist diese Beziehung aufgegeben, das JACOBSON'sche Organ durch einen breiten Streifen indifferenten Epithels von der Regio olfactoria getrennt. Diese Thatsache wird mit der Vertiefung der seitlichen Nasenrinne in Verbindung zu bringen sein. Beide Thatsachen zusammen involviren einen Fortschritt in der Entwicklung. Die Längsausdehnung des JACOBSON'schen Organs ist dabei nicht unbeträchtlich. Das Sinnesepithel setzt sich am Grunde der Rinne bis in eine Frontalebene mit dem vorderen Choanenrand fort. Wenn auch ein vorderer Blindsack fehlt, und wenn auch die Abgliederung vom Riechepithel mit einer partiellen Rückbildung von Sinnesepithel verbunden gewesen sein mag, so darf der gesammte Zustand des JACOBSON'schen Organs bei Salamandra doch nicht als ein rückgebildeter bezeichnet werden. Auch die zugehörige Drüse ist mächtig entfaltet; sie mündet in das vordere Ende des JACOBSON'schen Organs (Fig. 12 *F—K*, *Gland.Jacobs.*) und zeigt im Übrigen eine ähnliche Anordnung wie bei Triton.

Wie bei den übrigen Formen geht das Sinnesepithel nach hinten langsam in indifferentes Epithel über, so dass eine scharfe Markierung des hinteren Endes des JACOBSON'schen Organs fehlt. Es vertieft sich dabei die seitliche Nasenrinne noch mehr (*R*, Fig. 12 *K*).

Die Choanenöffnung liegt am Boden des Ductus respiratorius, der nach unten gegen den Ductus olfactorius geneigt ist; die Öff-

nung der Choane ist in Folge dessen gleichfalls schräg gestellt. Ihre laterale Begrenzung bildet der Theil des Mundhöhlendaches, welcher den Boden der seitlichen Nasenrinne bilden hilft. Das Lumen der seitlichen Nasenrinne öffnet sich daher von der Seite her in die Choane (Fig. 12 *L*).

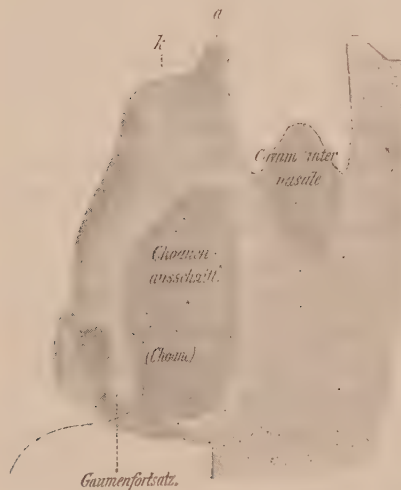
Der hintere Rand der Choanenöffnung wird gebildet, indem ihr medialer Rand sich mit der lippenförmig vorspringenden oberen Begrenzung der seitlichen Nasenrinne vereinigt (Fig. 12 *L* und *M*). Dadurch verliert das Lumen der letzteren die Beziehung zur Nasenhöhle, steht vielmehr durch einen medialwärts sich öffnenden Spalt mit der Mundhöhle in Verbindung. Von der Choane an wird demnach der Boden der seitlichen Nasenrinne durch einen plattenartigen Fortsatz gebildet, der von den seitlichen Theilen des Gaumens ausgeht und mit medialwärts gerichtetem freien Rande endet. Er sei als Gaumenfortsatz bezeichnet (*F*, Fig. 12 *M*). Der freie Rand desselben verläuft vom vorderen Choanenrande an in ~förmiger Krümmung nach hinten und lateral und läuft am inneren Rande des Kiefers aus. So erhält die Choane die für Urodelen und auch für die Anuren charakteristische Form. Von der Mundhöhle gesehen (Fig. 18, pag. 508) können wir zwei Abschnitte unterscheiden. Eine größere rundliche Öffnung am medialen Ende der Apertur, welche direkt in die Nasenhöhle führt, ferner einen spaltartigen, nach lateral und hinten verlaufenden, doppelt gekrümmten Theil, der das Ende der seitlichen Nasenrinne bezeichnet, und direkt in diese führt. — Der vordere Theil des Gaumenfortsatzes erhält eine knöcherne Stütze, die vom Vomer und vom Maxillare superius gebildet wird. Ferner ist dem Theile des freien Randes, der der eigentlichen Hauptöffnung direkt benachbart ist, ein Knorpelfortsatz eingelagert (Fig. 12 *K*, *Gaumenfortsatz*). Derselbe löst sich weiter nach vorn vom Boden der knorpiligen Nasenkapsel (vgl. Fig. 13, *Gaumenfortsatz*), und ist dem Vomer und zum Theil dem Maxillare superius aufgelagert (Fig. 12 *K* und *L*). Diese festen Stützen sind nur auf den vorderen Theil des Gaumenfortsatzes beschränkt; sein hinterer, gegen den inneren Kiefferrand auslaufender Theil wird durch eine Schleimhautfalte gebildet (Fig. 12 *M*).

Wegen des Verhaltens der knorpiligen Nasenkapsel beim erwachsenen Salamander kann ich auf die Darstellung BORN's verweisen. BORN bespricht (5, pag. 626) ausführlich die Nasenkapsel von Triton, in allen wichtigen Punkten trifft seine Darstellung auch für Salamandra zu. Ein eigener JACOBSON'scher Knorpel besteht auch



hier nicht; das Organ erhält eine unvollständige knorplige Umhüllung, indem es sich mit seinem vorderen Ende gerade in die Bucht einlagert, die durch die Umbiegung des Bodens der Kapsel in ihre seitliche Wand entsteht (vgl. Fig. 12 *F, G*). Weiter nach hinten findet

Fig. 13.



*Salamandra maculata* (erwachsen). Knorplige Nasenkapsel; orale Fläche. Lage der Choane. (Nach einem Plattenmodell.) ca. 7:1.

sich gerade an der Stelle, wo diese Umbiegung erfolgen würde, eine Lücke in Form eines langgezogenen Spaltes. Durch diesen Spalt ragt das Organ in seitlicher Richtung hervor und ist direkt der Ausbuchtung des Maxillare superius angelagert (vgl. Fig. 12 *G, H, I*). Diese Lücke war schon, wenn auch in viel geringerer Ausdehnung, bei der Larve vorhanden (vgl. Fig. 10 *F, G, H* bei *l*). — Weiter nach hinten, wo das Sinnesepithel des Organs schon sein Ende gefunden hat, findet die Lücke ihren hinteren Abschluss, indem sich wieder die seitliche Wand der Kapsel mit ihrem Boden vereinigt. (An

den Querschnittsfiguren kommt dies Verhalten nicht deutlich zum Ausdruck.) — Bei den Larven lief der Theil des Bodens der Kapsel, welche die Stütze für die seitliche Nasenrinne abgiebt, lateralwärts und nach hinten gegen die hintere seitliche Ecke des Choanenausschnittes aus (vgl. Fig. 11). Während der Metamorphose entsteht gerade an dieser Stelle jener Fortsatz, der dem Boden der seitlichen Nasenrinne eingelagert ist. Über Lage und Gestalt desselben orientirt Fig. 13, die die ventrale Ansicht der rechten Knorpelkapsel des erwachsenen Salamanders zur Anschauung bringt, und wo der Fortsatz als Gaumenfortsatz (sc. der knorpligen Nasenkapsel) bezeichnet ist. Die Lage der Choane ist in Kontourlinie eingezeichnet. — Über die Beziehung des Fortsatzes zur Choane ist oben das Nöthige angegeben.

## Vergleich der Urodelen und Perennibranchiaten.

Übersehen wir das Verhalten der Nasenhöhle bei Urodelen, so liegt es auf der Hand, dass sich dasselbe in direkte Beziehung zu dem Befunde bei Siredon (*Amblystoma*) bringen lässt. Es treten keine weiteren Komplikationen auf; die bei Siredon bestehenden Einrichtungen sind nur weiter ausgestaltet.

Zunächst nimmt das Gesamtlumen der Nasenhöhle ganz erheblich zu; und in Anpassung an den breiten, platten Schädel erfolgt die Ausdehnung in querer Richtung; das mehr rundliche Nasenlumen des Axolotls geht in den schmalen, breiten Spaltraum der Salamandrinen über. Die Vergrößerung des Lumens dürfen wir wohl als eine Anpassung an die respiratorische Funktion der Nasenhöhle auffassen. Sie scheint Hand in Hand zu gehen mit einer Ausdehnung der *Regio olfactoria*. Die Flächenausdehnung des Riechepithels ist umfangreicher, auch stehen die Riechknospen bei Salamandrinen dichter gedrängt, als beim Axolotl. Es gewinnt demnach die Dignität des Geruchssinnes. Hier wie dort ist es der medial gelegene Abschnitt des Geruchssackes, der die Riechschleimhaut trägt.

Beim Axolotl besteht eine geschlossene, wenn auch wenig umfangliche *Regio respiratoria*. Bei Salamandrinen nimmt auch dieser Theil der Wandung erheblich an Ausbreitung zu, und zwar hauptsächlich im hinteren Abschnitt der Nasenhöhle, wo den Raumverhältnissen des Schädels entsprechend, auch die größte Entfaltung der Quere nach möglich ist. Bei Tritonen ist diese Zunahme der *Regio respiratoria* etwas weniger ausgesprochen als bei Salamandra, wo wir im hinteren Theil der Nasenhöhle einen besonderen *Ductus respiratorius* unterscheiden konnten.

Die seitliche Nasenrinne gewinnt an Tiefe und erfährt eine weitere Ausgestaltung. Wie bei Siredon sind auch bei Salamandrinen drei Abschnitte an derselben unterscheidbar. Der vorderste, mit indifferentem Epithel ausgekleidete, nimmt den Thränenkanal auf. Daran schließt sich noch hinten der mittlere, mit Sinnesepithel ausgestattete, das JACOBSON'sche Organ. Durch die plötzliche Vertiefung ist es gegen den vorderen Abschnitt deutlich abgegrenzt, während es nach hinten allmählich in den dritten Abschnitt übergeht, der wiederum indifferentes Epithel trägt. In das vorderste Ende des JACOBSON'schen Organs münden die Drüsen, die sich ihrerseits medialwärts und nach hinten unter dem Geruchssack hin mächtig entfalten. Die beim Axolotl ausgesprochene Blindsackbildung fehlt bei Sala-

mandrinen; doch hindert die umfängliche Ausdehnung des Sinnesepithels innerhalb des rinnenförmigen Organs die Annahme, dass eine Rückbildung an demselben Platz gegriffen hätte. Wie bei Siredon so schließt auch bei Triton und bei der Salamanderlarve das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs am Boden der Haupthöhle direkt an den seitlichen Rand des Riechepithels an. Es liegt das JACOBSON'sche Organ in direkter Nachbarschaft zur Regio olfactoria. Durch die mächtige Tiefenzunahme der seitlichen Nasenrinne, sowie durch die Flächenausbreitung des indifferenten Epithels wird beim erwachsenen Salamander das JACOBSON'sche Organ von der Regio olfactoria abgedrängt und liegt nun als ein durchaus selbstständiges Sinnesorgan im Grunde der seitlichen Nasenrinne. Es behält bei Urodelen die gleichen Beziehungen zur Nasen- und Mundhöhle wie bei Siredon.

Der hintere Abschnitt der seitlichen Nasenrinne, bei Siredon nur bis zur seitlichen Wand der Apertura nasalis interna verfolgbar, erfährt eine mächtige Ausgestaltung, die wichtige Veränderungen im Bereich der Apertura nasalis interna zur Folge hat. Um diese in das rechte Licht setzen zu können, ist es nothwendig, auf das Verhalten der letzteren näher einzugehen.

Die untersuchten Urodelen zeigen im Verhalten der Choanenöffnung in allen wesentlichen Punkten eine Übereinstimmung. Im Vergleich mit den niederen Amphibien (Proteus, Siren, Siredon) ergibt sich eine Komplieirung der Verbindungsöffnung zwischen Mund- und Nasenhöhle; diese ist bedingt durch die Ausgestaltung der seitlichen Nasenrinne, welche sich durch die Apertura nasalis interna bis in das Bereich des Mundhöhlendaches fortsetzt. Gleichzeitig ändert sich die Lage der Apertura interna an der Gaumenfläche.

Beim Axolotl liegen die Aperturæ nasal. intern. in der rinnenförmigen Einsenkung, die einerseits von dem zahntragenden Rande des Maxillare und Intermaxillare, andererseits von dem zahntragenden Rande des Vomer und Palatinum (Pterygopalatinum) begrenzt wird, und zwar an der Grenze zwischen Vomer und Palatinum (Fig. 14).

Fig. 14.



Siredon pisciformis. Gaumenfläche.  
ca. 2:1.

Der Anordnung der Gaumenknochen gemäß erhalten die Öffnungen nur an der medialen und lateralen Seite eine knöcherne Begrenzung,

durch das Maxillare einerseits, die Vomero-palatin-Verbindung andererseits. Es sind einfach berandete ovale Öffnungen; ihr längster Durchmesser ist von vorn nach hinten gestellt.

Ähnlich verhält sich Proteus; durch die spitze Form des Kopfes scheinen die Aperturen weiter rückwärts zu liegen als bei Siredon; doch ist ihre relative Lage zur Vomero-palatin-Verbindung die gleiche wie bei diesem. In der Lage zeigt die innere Nasenöffnung bei Siren

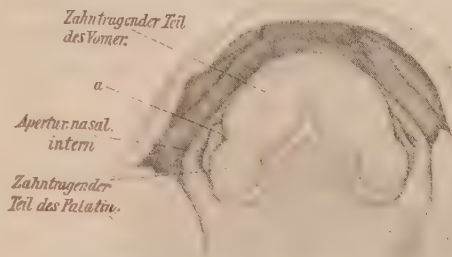
das gleiche Verhalten (Fig. 15; doch findet sich hier eine Komplizierung an der Öffnung durch eine klappenartig vom medialen Rande derselben vorspringende Schleimhautfalte ( $\alpha$ ), die als Verschlussapparat für die Öffnung funktionieren mag. Bei den übrigen untersuchten Formen fehlt eine analoge Einrichtung (vgl. auch FISCHER, 12).

Bei jungen Salamanderlarven nun zeigt die Konfiguration des Mundhöhlendaches bis in das Detail eine Übereinstimmung mit dem von Siredon (vgl. Fig. 14 und Fig. 16). Die für die erwachsenen Thiere charakteristische Ausgestaltung des Gaumens entsteht während der Metamorphose. Es seien nur die für die hier verfolgten Zwecke

wichtigen Veränderungen hervorgehoben. Die Wölbung des Gaumens nimmt zu; der Abstand zwischen dem bezahnten Rand des Maxillare und dem bezahnten Theil des Vomer wird größer, und es entsteht unter weiterer Umgestaltung des Vomer auf der Mitte der

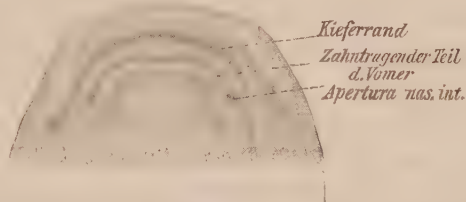
Gaumenfläche die leierförmige Figur der Vomerzahnreihe. — Die inneren Nasenöffnungen behalten ihre Lage zwischen dem bezahnten Theil des Vomer und dem Kiefferrand, ungefähr in der Mitte zwischen beiden; sie nehmen dabei eine mehr rundliche Gestaltung an,

Fig. 15.



*Siren lacertina*, Gaumenfläche, ca. 4:1.

Fig. 16.



*Salamandra maculata*, junge Larve, Gaumenfläche, 8:1.



und entsprechend der Gaumenwölbung eine schräge Stellung des queren Durchmessers.

Bei Larven verstreicht die seitliche Nasenrinne an der seitlichen Wand der Apertura interna; erst während der Metamorphose erfolgt ihre Ausgestaltung. Die Entwicklung der definitiven Form der Choane ist nur eine Theilerscheinung dieses Vorganges.

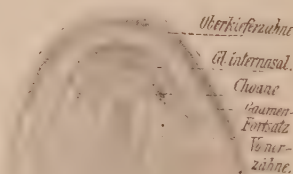
Von der vorderen und seitlichen Umrandung der Apertura interna aus entsteht eine kleine nach hinten und lateral verlaufende

Fig. 17.



*Salamandra maculata*, in der Metamorphose.  
Gaumenfläche. 7 : 1.

Fig. 18.



*Salamandra*; erwachsen.  
Gaumenfläche. ca. 2 : 1.

Falte (Fig. 17, *Gaumenfortsatz*). Diese bildet den Boden der sich ausdehnenden seitlichen Nasenrinne. Sie entsteht eben dadurch, dass die seitliche Nasenrinne im Bereiche der inneren Nasenöffnung tiefer wird, sich außerdem nach hinten, längs der lateralen Wand der Öffnung auf das Dach der Mundhöhle fortsetzt. Jene Falte ist die erste Andeutung des Gaumenfortsatzes. Weiterhin gewinnt sie sowohl an Länge wie an Breite, Letzteres namentlich in ihrem vorderen Abschnitte. Die Folge davon ist, dass die eigentliche (bei der Larve ausschließlich bestehende) Apertura nasalis interna zum Theil durch den Gaumenfortsatz überdeckt wird (Fig. 18).

Die knöcherne Umgrenzung der Choane bildet beim erwachsenen Salamander im Wesentlichen der Vomer. Die plattenförmige Verbreiterung desselben, die den größten Theil des Mundhöhlendaches bildet, besitzt an ihrem hinteren, dem Orbitalboden zugewendeten Rande einen halbkreisförmigen Ausschnitt, in welchem die Öffnung liegt. Die Choane erhält also medial, vorn und lateral ihre Begrenzung durch den Vomer; auch die knöcherne Stütze des Gaumenfortsatzes wird von diesem Skelettheil wesentlich gebildet; doch ist auch der Gaumenfortsatz des Oberkiefers daran betheilig. Beide Knochen sind so in engere Beziehung zur Choane getreten, während das Palatinum, wenn es auch, wie aus den WIEDERSHEIM'schen Ab-

bildungen (40) hervorgeht, mit dem Vomer verschmolzen ist, keine Beziehung zur Choane aufweist, da es nur im hinteren Ende des Vomer gesucht werden kann.

Aus diesen Thatsachen ergeben sich zwei wichtige Schlussfolgerungen. 1) Der ganze hinter der eigentlichen Apertura nasalis interna liegende Theil der seitlichen Nasenrinne, wie er bei Urodelen (und Anuren) sich findet, entsteht in der Weise, dass die anfänglich nur auf das Cavum nasale beschränkte Rinne durch die Apertura nasalis interna auf das Dach der Mundhöhle übergreift. Die Lichtung dieses Abschnittes stellt einen Theil des Cavum oris dar, der erst sekundär in engere Beziehungen zum Cavum nasale tritt.

2) Die Choane der Urodelen (und der Anuren) ist nicht streng homolog der Apertura nasalis interna der Perennibranchiaten und Derotremen. Nur der größere mediale Theil der Urodelenchoane entspricht der inneren Nasenöffnung der niederen Amphibien; der lateral anschließende spaltförmige Theil ist eine Neubildung, deren Entstehung durch eine formale Ausgestaltung der Nasenhöhle bedingt ist. Durch die Nomenklatur ist diesen Verhältnissen Rechnung zu tragen. Bei Perennibranchiaten und Derotremen ist die Öffnung, welche die Kommunikation zwischen Mund- und Nasenhöhle vermittelt, als Apertura nasalis interna (oder primitive Choane zu bezeichnen. Urodelen und nach GOETTE auch die Anuren besitzen in der Larvenperiode gleichfalls die primitive Apertura nasalis interna. Im erwachsenen Zustande sind die Verhältnisse hier durch den Gaumenfortsatz complicirt; durch denselben wird die primitive Öffnung theilweise verdeckt und seitlich verlängert. Für diese Formen ist die Bezeichnung Choane (oder sekundäre Choane) anzuwenden.

Durch die Ausbildung des Gaumenfortsatzes kommt es auch zu Veränderungen der Konfiguration des Mundhöhlendaches. Der Gaumenfortsatz tritt bei Caducibranchiaten als neue Bildung auf; die Apertura nasalis interna wird durch ihn in ihrer direkten Beziehung zur Mundhöhle beschränkt und ein Theil des Cavum oris in engere Beziehung zur Nasenhöhle gebracht. Demnach handelt es sich hier um die ersten Schritte zur Bildung eines sekundären Gaumens. Es sind nur die ersten Andeutungen eines solchen, welche bei höheren Wirbelthieren in verschiedener Weise weiter ausgebildet werden.

Der hintere Abschnitt der seitlichen Nasenrinne funktionirt bei Siredon als ein Hilfsapparat für das JACOBSON'sche Organ, indem es

den expiratorischen Strom diesem zuführt. Bei Salamandrinen, wo die seitliche Nasenrinne umfänglicher geworden ist und sich bis in das Bereich der Mundhöhle fortsetzt, wird ein großer Theil des expiratorischen Stromes von der Mundhöhle aus direkt in die seitliche Nasenrinne eintreten müssen und streicht weiterhin über das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs hinweg. Die funktionelle Beziehung des JACOBSON'schen Organs zur Mundhöhle bleibt also in gleicher Weise wie bei den niederen Formen bestehen. Das JACOBSON'sche Organ steht demnach auch hier noch nicht durch eine »besondere Öffnung« mit der Mundhöhle in Verbindung; es stellt vielmehr immer noch einen Theil der gesammten Nasenhöhle dar.

Außer dieser Beziehung zum JACOBSON'schen Organ macht sich noch ein zweites Moment geltend, welches auf die Ausgestaltung der seitlichen Nasenrinne und die hierdurch hervorgerufenen Veränderungen an der Apertura nasalis interna von Einfluss ist. Die Nasenhöhle der Amphibien steht im Dienste der Respiration. Nun kann man sich leicht davon überzeugen, dass bei geschlossenem Munde der Zungenrücken in großer Ausdehnung der Gaumenfläche angelagert ist; hierdurch wird nothwendiger Weise der angesogenen Inspirationsluft ein Hindernis in den Weg gelegt, und dieselbe ist gezwungen, seitlich um die Zunge herum nach hinten zum Kehlkopfeingang zu passiren. Durch die Ausgestaltung der seitlichen Nasenrinne, welche die seitliche spaltförmige Verlängerung der Choanenöffnung zur Folge hat, wird die inspirirte Luft in die seitlich an der Zunge vorbeiführende Bahn geführt und in entsprechender Weise auch dem Expirationsstrome der Weg erleichtert. Es ist bekannt, wie bei höheren Wirbelthieren der Athmungsluft durch die Gestaltung des Gaumens ein gesicherter Weg geschaffen wird. Ähnliches tritt uns hier bei den Amphibien entgegen. Anfänglich dient die seitliche Nasenrinne in ihrem hinteren Abschnitt nur als Zuleitungsapparat für das JACOBSON'sche Organ (Siren, Siredon, Amblystoma); sie entstand unter Anpassung an diese Funktion; sie besitzt also von vorn herein einen gewissen Einfluss auf die Stromregulirung innerhalb der Nasenhöhle. Mit der Entfaltung des Nasenhöhlenlumens, welches fast den ausschließlichen Respirationsweg darstellt, erweitert sich auch die funktionelle Bedeutung der seitlichen Nasenrinne; sie dient nicht mehr ausschließlich dem accessorischen Sinnesorgan als Hilfsapparat, sondern sie gewinnt einen weitergehenden Einfluss auf die Regulirung des gesammten Respirationstromes. Die Beziehung zur Apertura nasalis interna, von vorn herein gegeben, ermöglicht es, dass sie den

Übertritt des Respirationsstromes aus der Mund- in die Nasenhöhle zu beeinflussen vermag; ihr fällt die Aufgabe zu, diesen Übertritt in der zweckmäßigsten Weise zu vermitteln. Unter Anpassung an diese neue, wichtigere Aufgabe erfährt sie ihre weitere Ausgestaltung, mit der die Veränderungen an der Apertura nasalis interna Hand in Hand gehen. Wir kommen so zu dem wichtigen Schluss, dass der erste Anstoß zur Bildung einer sekundären Choane und eines sekundären Gaumens schon bei bei Amphibien gegeben wird, und zwar durch die Anpassung der Nasenhöhle an die Regulirung des Respirationsstromes.

### III. Anura.

Eine ausführliche Darstellung der Nasenhöhle der Anuren hat BORN (5) gegeben. Bezüglich der speciellen Verhältnisse sei auf jene Arbeit verwiesen. Über eine detaillirte Vergleichung der Nasenhöhle der Anuren mit der der Urodelen ist mir nichts bekannt geworden. Meinungen über die Deutung der Blindsäcke sind indess wiederholt geäußert worden; GOETTE (16), FLEISCHER (13), BORN (5), KÖLLIKER u. A. treten dafür ein, dass der untere Blindsack dem JACOBSON'schen Organe homolog sei, während BEARD (2) sich mit großer Entschiedenheit gegen diese Homologisirung ausspricht. — Die Gebrüder SARASIN (30) sprechen den mittleren, den Ductus lacrymalis aufnehmenden Blindsack als JACOBSON'sches Organ an.

Die Frage, die wir hier zu erwägen haben, ist die: Lassen sich die blindsackartigen Ausstülpungen der Anurennasenhöhle mit bestimmten Theilen der Urodelennasenhöhle in Beziehung bringen, und eventuell mit welchen? Ich will versuchen, die Vergleichung unter diesem Gesichtspunkt durchzuführen und lege meine Befunde an *Rana esculenta* dabei zu Grunde; ich werde diese den Verhältnissen, wie sie *Salamandra maculata* bietet, gegenüberstellen.

#### *Rana esculenta.*

Im hinteren Theil und vor der Choane (Fig. 19 *G*, *H*) lassen sich an der Nasenhöhle von *Rana* zwei Abschnitte unterscheiden, die neben einander angeordnet und scharf von einander abgegrenzt sind. Der mediale (*Cavum nasale*) besitzt in einiger Entfernung von der Choane (Fig. 19 *G*) einen eiförmigen Durchschnitt; die Spitze des Eies ist nach unten und außen gerichtet. Die mediale Wand



dieses Raumes ist mit Riechepithel überkleidet, welches sich von hier auf den Dach- und den Bodentheil der Wandung fortsetzt.

Fig. 19 A.



Fig. 19 B.

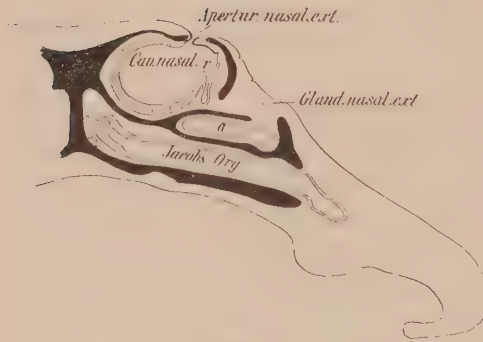
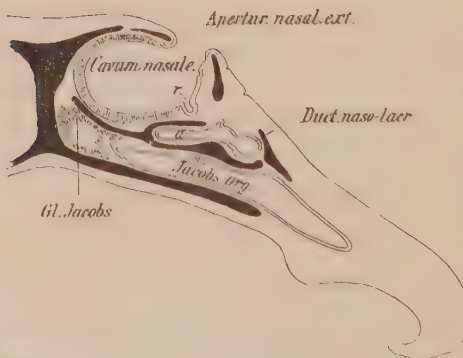


Fig. 19 C.



*Rana esculenta.*

Nach der Spitze des eiförmigen Durchschnittes hin geht das Sinnesepithel allmählich in einfaches Cyli-  
nderepithel über. Dieser Abschnitt des Cavum nasale charakterisirt sich durch die Entfaltung des speci-  
fischen Sinnesepithels als die Pars olfactoria oder den Hauptraum der Nasenhöhle.

— Der laterale Abschnitt (in der Figur als *seitlicher Nasengang* bezeichnet; Kieferhöhle BORN's) stellt einen engen Spalt dar; sein Hö-  
hendurchmesser ist gering, während der quere stark entfaltet ist. Seine Wan-  
dungen tragen niedriges Cyli-  
nderepithel.

Die Abgrenzung die-  
ses Nebenraumes von der Haupthöhle wird durch eine Schleimhautfalte (*f*) vollzogen, die frei vom  
Dache der Gesamtnasen-  
höhle herabhängt. Das  
untere Ende dieser Falte  
ist in lateraler Richtung  
umgebogen und ist dem  
Bodentheile der Nasenhöhle  
in breiter Fläche fast bis  
zur Berührung genähert.

Der Boden der Haupthöhle

liegt in einer Flucht mit dem Boden des Nebenraumes. Es kom-  
municiren also beide Abschnitte der Nasenhöhle durch eine schlitz-  
förmige Öffnung. Nicht unwichtig ist die ventilartige Anordnung der

Falte, welche einen Luftstrom in der Richtung vom Nebenraum in die Haupthöhle erschweren dürfte, während sich einem umgekehrt laufenden Strome kaum ein Widerstand entgegenstellt.

Verfolgen wir die Räume nach hinten gegen die Choane, so ändert sich die Konfiguration des medialen in etwas (Fig. 19 H). Er nimmt an Breite zu und am Boden erhebt sich ein ziemlich beträchtlicher Wulst. Derselbe liegt im Bereiche der Riechschleimhaut. Durch die Breitenzunahme der Haupthöhle erscheint der Nebenraum in seinem Querdurchmesser beschränkt; die abgrenzende Falte wird niedriger und verstreicht in der Gegend der Choane. Die Choane (Fig. 19 I) öffnet sich am Boden gerade an der Grenze zwischen Haupt- und Nebenhöhle. Beide Räume treten so in Kommunikation mit der Mundhöhle. Der Hauptraum schließt sich hinter der Choane kuppelförmig ab, während der Nebenraum durch die

Fig. 19 D.

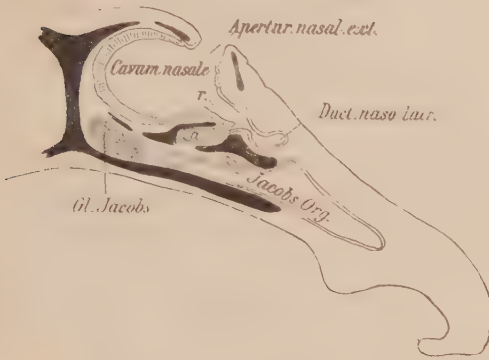


Fig. 19 E.

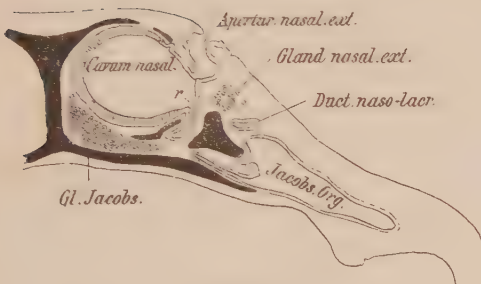
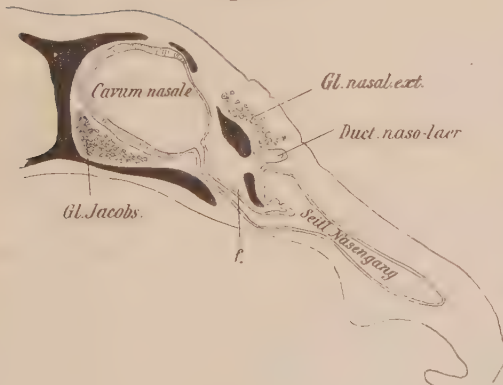


Fig. 19 F.



*Rana esculenta.*

Choane hindurchtritt und am Dach der Mundhöhle ausläuft.

Bei Salamandra (vgl. Fig. 12 K und L) ließen sich im hinteren Theil der Nasenhöhle gleichfalls zwei Abschnitte unterscheiden; ein

größerer medialer (die Haupthöhle), dessen Wandungen zum größeren Theil mit Riechschleimhaut überzogen sind, der sich durch die Choane

Fig. 19 G.

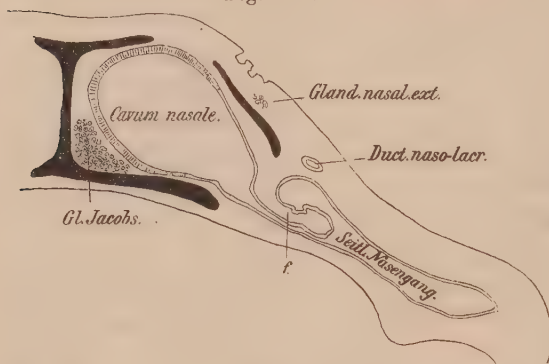


Fig. 19 H.

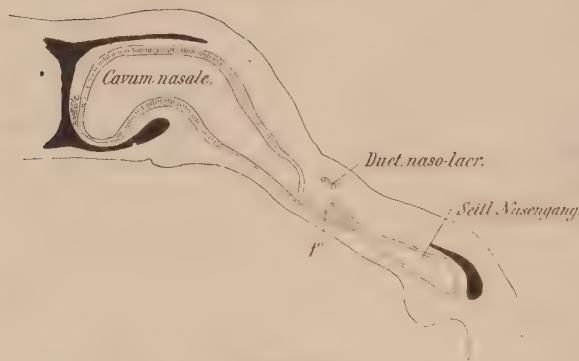
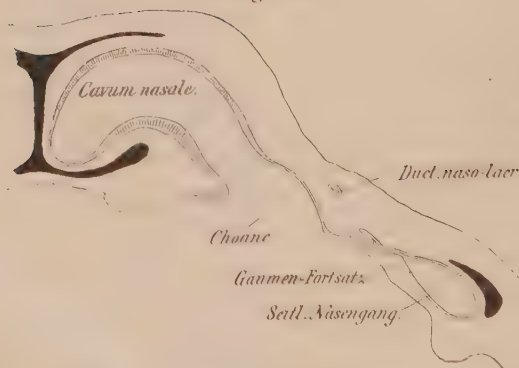


Fig. 19 I.



*Rana esculenta.* Frontalschnitte durch die Nasenhöhle. ca. 8:1.

mit der Mundhöhle verbunden zeigt, und der nach hinten kuppelförmig abgeschlossen ist. Der kleinere laterale Abschnitt (die seitliche Nasenrinne) ist mit Cylinderepithel ausgekleidet, grenzt sich gegen den Hauptraum durch leichte Schleimhautfalten ab, liegt lateral von der Choane und setzt sich durch diese hin auf das Dach der Mundhöhle fort. Es ergibt sich also, dass die Abschnitte im hinteren Theil der Nebenhöhle bei *Rana* und *Salamandra* in wichtigen Punkten übereinstimmen. Es erscheint die Homologisirung der Haupthöhle von

*Rana* mit der von *Salamandra*, sowie die der Nebenhöhle mit dem seitlichen Nasengange gestattet. Es besteht eigentlich nur darin

angedeutet erscheint; ferner darin, dass beim Frosch die Nebenhöhle viel umfänglicher entfaltet ist als beim Salamander.

Verfolgt man die Nasenhöhle von *Rana* weiter nach vorn, so bleibt die gegenseitige Lagebeziehung der beiden Räume, so wie die Art ihrer Kommunikation zunächst im Wesentlichen unverändert. Nur gewinnt die abgrenzende Falte (*f*) an Mächtigkeit und empfängt eine knorpelige Stütze (Fig. 19 *F'*). (Letztere hängt weiter nach vorn mit dem übrigen Knorpelskelet der Nasenhöhle zusammen.) Schließlich verschmilzt der nach unten gerichtete Rand der Falte mit dem Boden; die Nebenhöhle in der Fig. 19 *E* als *Jacobs. Organ* bezeichnet) schließt sich von der Haupthöhle ab. Dieser Abschluss erfolgt in einer Frontalebene, die dicht hinter dem hinteren Rande der Apertura nasalis externa liegt. Fig. 19 *E* giebt diese Stelle wieder. Die Nebenhöhle, mit Cyliinderepithel ausgekleidet, ist völlig gegen den Hauptraum abgeschlossen und liegt noch lateral von letzterem. Der Abschluss ist nun in der Weise erfolgt, dass ein Theil des Kommunikationsspaltcs als eine rinnenförmige Einsenkung an der lateralen und unteren Ecke der Haupthöhle bestehen bleibt (*r*, Fig. 19 *E*). Auf dem Frontalschnitt erscheint die letztere ungefähr kreisförmig; oben, medial und unten trägt ihre Wandung Riechepithel, während die laterale Wand mit nicht specifischem Epithel überzogen ist. Der Boden geht in scharfer Knickung in die Rinnenwand über, während sich die laterale Wand ohne Abgrenzung in die entsprechende Wandung der Rinne fortsetzt. Die Rinne selbst ist mit Cyliinderepithel ausgekleidet. An der Stelle, wo sich die Haupthöhle vom Nebenraum abschließt, ist die Lichtung der Rinne nicht sehr tief und ist gerade abwärts gerichtet, weiter nach vorn wird sie tiefer, und ihr unteres Ende biegt in medialer Richtung ab, ihr Lumen wird dabei umfänglicher. Weiter nach vorn wird schnell die Sonderung der Rinne in zwei Abschnitte deutlich, indem sich der medial abgebogene Grund der Rinne vertieft (*a*, Fig. 19 *D*) und deutlicher gegen den Theil der Rinne absetzt, der die Kommunikation mit der Haupthöhle vermittelt (*r*, Fig. 19 *D*). Von der lateralen Seite her, und zwar gerade am Knickungswinkel, öffnet sich in die Rinne der Thränenkanal. Ein wenig weiter nach vorn schließt sich der untere abgelenkte Theil der Rinne, der den Thränenkanal aufgenommen hat, von dem oberen, die Kommunikation mit der Haupthöhle vermittelnden Abschnitt ab. Der untere Theil (*a*, Fig. 19 *C*) setzt sich dann nach vorn als ein abgeplatteter, nach vorn blind endender Hohlraum fort (*a*, Fig. 19 *A—C*; mittlerer oder seitlicher



Blindsack BORN's). Jener Abschnitt dagegen, der in Beziehung zur Haupthöhle bleibt, verläuft als eine niedrige, aber deutlich abgegrenzte Rinne weiter nach vorn, und zwar gerade an der Stelle, wo der Boden der Haupthöhle in die Seitenwand umbiegt. Er lässt sich nach vorn bis zum vorderen kuppelförmigen Abschluss der Nasenhöhle verfolgen (r, Fig. 19 A—C). Der vordere kuppelförmige Abschluss der Haupthöhle wird von BORN als oberer Blindsack bezeichnet.

Etwas schematisirt können wir diese complicirten Verhältnisse so zum Ausdruck bringen: Im vorderen Theile stellt die Nasenhöhle von *Rana* ein cylindrisches Rohr vor, welches nach vorn kuppelförmig abgeschlossen ist und in der Nähe des vorderen Endes oben und lateral die Apertura externa trägt. An der Übergangsstelle des Bodens in die seitliche Wand verläuft von vorn nach hinten eine seichte rinnenförmige Einsenkung. Diese Rinne zeigt sich plötzlich vertieft und in der Richtung nach vorn und medial blindsackartig ausgestülpt; dieser Blindsack nimmt den Thränenkanal auf. Hinter dieser Ausstülpung wird die Rinne für eine ganz kurze Strecke wieder seichter, um dann plötzlich abermals eine Vertiefung nach lateral und etwas nach unten zu erfahren, und zwar in sehr bedeutender Weise. Auch diese Vertiefung ist nach vorn und medial als mächtiger Blindsack ausgestülpt (unterer Blindsack BORN's; in meinen Figuren als *Jacobson'sches Organ* bezeichnet).

Es ist noch auf einige specielle Verhältnisse dieses letztgenannten Blindsackes einzugehen. An der Stelle, wo er sich abschnürt, liegt er lateral zur Haupthöhle (Fig. 19 E, *Jacobs. Org.*). Weiter nach vorn rückt er mehr und mehr medialwärts und ist schließlich dem knorpligen Septum narium benachbart; er schiebt sich dabei unter die Haupthöhle und liegt dem Boden der knorpeligen Nasenkapsel auf (vgl. Fig. 19 A—E). Sein Lumen stellt einen niedrigen, aber breiten Spaltraum dar; nach vorn erfährt er, entsprechend der Verjüngung der Schnauze, eine allmähliche Reduktion der Breite. Die Wandungen sind zum weitaus größten Theil mit Cylinderepithel überzogen. Nur im vordersten Ende, und zwar medial und vorn, an der Stelle, wo das Dach des Blindsackes in den Boden umbiegt, findet sich Sinnesepithel (Fig. 19 A, B), zu welchem sich Zweige des Olfactorius verfolgen lassen.

Bei *Salamandra* konnten wir in der ganzen Länge der Nasenhöhle die Haupthöhle von dem seitlichen Nasengang sondern. Die Haupthöhle zeigt sich nun bei Urodelen und Anuren in ihrer ganzen

Anordnung in Übereinstimmung. Sie stellt ein Rohr dar, das vorn und hinten kuppelförmig abgeschlossen ist; in der Nähe des vorderen Endes, und zwar oben und lateral, trägt es die Apertura externa; in der Nähe des hinteren Endes kommuniziert es durch die am Boden liegende Choane mit der Mundhöhle. Durch den Überzug von Riechepithel, der den größten Theil seiner Wandungen trägt, ist dieser Abschnitt als die Haupthöhle des Cavum nasale charakterisirt. Unwesentlich für unsere Zwecke ist der Unterschied in der Konfiguration der Lichtung des Kanals. Derselbe ist bei Salamandra viel stärker abgeplattet als bei Rana, ein Verhalten, das in erster Linie mit der Gestaltung des vorderen Schädelabschnittes in Beziehung zu bringen sein wird. Mit diesem Unterschiede in den räumlichen Verhältnissen des Hauptkanals steht dann wohl auch der geringfügige Unterschied in der Anordnung des Riechepithels in Verband. Die Unterbrechung des Riechepithels im hinteren Theile der Nasenhöhle an der niedrigen medialen Wand bei Salamandra fehlt bei Rana.

Da wir die Haupthöhlen bei beiden Formen in den wesentlichen Punkten in Übereinstimmung finden, so ergibt sich, dass die Ausgestaltung der Nasenhöhle bei Anuren auf den lateralen Theil beschränkt sein wird. Eine fortschreitende Ausgestaltung des respiratorischen Abschnittes ließ sich schon in der Urodelenreihe feststellen. Diese erscheint nun bei Anuren in bestimmter Richtung weitergeführt.

Ich habe bereits ausgeführt, dass im hinteren Theil der Nasenhöhle der seitliche Raum bei Rana die gleichen Verhältnisse erkennen lässt wie der seitliche Nasengang von Salamandra. Bei Urodelen stellt ein mittlerer Theil dieses Ganges das JACOBSON'sche Organ dar; das vordere Ende desselben zeigt sich gegen den vordersten Abschnitt des seitlichen Nasenganges durch eine tiefere Einsenkung scharf abgesetzt. Bei bestimmten Urodelen tritt gerade an dieser Stelle eine blindsackartige, nach vorn gerichtete Ausstülpung auf. Wir brauchen uns nur vorzustellen, dass der hintere Theil des seitlichen Nasenganges sich mächtiger entfaltet, dass ferner die Ausstülpung nach vorn größere Dimensionen annimmt und auch solche Theile der Wandung betrifft, die nicht mehr mit Sinnesepithel überzogen sind, um die Verhältnisse entstehen zu sehen, wie sie sich bei Rana und anderen Anuren verwirklicht finden. Das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs kommt dadurch an die Spitze des Blindsackes zu liegen, dessen Wandungen im Übrigen mit Cyli-derepithel ausgekleidet sind. Mit der Verlagerung des Sinnesepithels nach vorn erfährt auch die Mündung der Drüse des JACOB-

son'schen Organs eine entsprechende Verschiebung. Bei Urodelen liegt die Mündung in der Nähe des vorderen Endes des JACOBSON'schen Organs, gleichgültig, ob dasselbe blindsackartig ausgestülpt ist oder nicht; bei *Rana* findet sie sich an der medialen Wand des Blindsackes, gerade an der Stelle, wo der Sinnesepithelbelag derselben beginnt. Die Drüse (*Gl. Jacobs.* Fig. 19 A—H) selbst erscheint bei Anuren viel mächtiger entfaltet als bei Urodelen; es lässt sich dieses Verhalten wohl mit der Größenzunahme des Blindsackes in Beziehung bringen, da dieser im Übrigen der Drüsen entbehrt. Bei Anuren wie bei Urodelen hat der Drüsenkörper eine mediale Lagerung.

Schon die Befunde bei Urodelen hatten zu der Annahme geführt, dass das JACOBSON'sche Organ die Aufgabe habe, den Luftstrom, der von der Mundhöhle her die Nasenhöhle passirt, einer sinnlichen Kontrolle zu unterziehen. Bei Anuren tritt die gleiche Beziehung in noch eklatanterer Weise hervor. Der untere Blindsack setzt sich nach hinten kontinuierlich in den lateralen Nebenraum fort, der sich durch die Choane fortsetzt, um auf dem Mundhöhlendach auszulaufen. Ein Theil des expiratorischen Luftstromes wird so gewissermaßen schon an der Choane abgefangen und durch den Nebenraum bis zum vorderen Ende des Blindsackes geführt, wobei jener ventilartige Abschluss des Nebenraumes von der Haupthöhle in Thätigkeit tritt.

Für die Ausgestaltung dieses Theiles des Cavum nasale lässt sich, ähnlich wie bei Urodelen, die Anpassung an die Regulirung der Luftcirculation innerhalb der Nasenhöhle als ursächliches Moment erkennen. Ob noch andere Faktoren auf die mächtige Entfaltung des unteren Blindsackes eingewirkt haben, muss dahingestellt bleiben. Aus dieser Vergleichung ergibt sich mit Sicherheit, dass der untere Blindsack (BORN) der Anurenmasenhöhle dem JACOBSON'schen Organ der Urodelen homolog ist.

Der vor dem JACOBSON'schen Organ gelegene Abschnitt der seitlichen Nasenrinne der Urodelen nimmt die Mündung des Thränenkanals auf und zeigt keine weitere Besonderheiten. Bei Anuren lässt dieser Abschnitt durch die Bildung des seitlichen Blindsackes eine weitere Ausgestaltung erkennen. Da dieser Blindsack den Thränenkanal aufnimmt, oder anders ausgedrückt, gerade an der Mündung desselben entstanden ist, so liegt es nahe, eben in dieser Beziehung das ursächliche Moment für seine Entstehung zu suchen. Doch ist mir im Speciellen der Causalnexus keineswegs klar geworden.



Aus der Vergleichung der Nasenhöhle der Anuren mit der der Urodelen ergibt sich also, dass die Haupthöhle des Cavum, welche die Regio olfactoria enthält, sich in beiden Fällen wesentlich gleichartig verhält, und dass die Komplicirung der Anurennasenhöhle herbeigeführt wird durch die formale Ausgestaltung des Abschnittes, den wir bei Urodelen als den seitlichen Nasengang bezeichneten. Diese Ausgestaltung tritt einmal durch die räumliche Ausdehnung und durch die schärfere Abgrenzung dieses Abschnittes gegen die Haupthöhle im hinteren Theil der Nasenhöhle in die Erscheinung, ferner durch die Bildung von Blindsäcken. Der mächtige untere Blindsack nimmt seine Entstehung von der Stelle des seitlichen Nasenganges, der bei Urodelen das JACOBSON'sche Organ darstellt. Unbedeutende nach vorn gerichtete Ausbuchtungen fanden sich an dieser Stelle schon bei Urodelen; sie betreffen hier ausschließlich den mit Sinnesepithel überzogenen Theil der Wandung. Bei Anuren erreicht die Ausstülpung ein sehr bedeutendes Maß, und die mit Sinnesepithel überzogene Strecke bildet nur einen Bruchtheil von der Wandung des ganzen Blindsackes. Eine zweite Ausstülpung, der seitliche Blindsack BORN's, nimmt seine Entstehung von der Stelle der seitlichen Nasenrinne, an welcher der Thränenkanal ausmündet.

Wenn es nun auch gelingt, die verschiedenen Abschnitte der Nasenhöhle der Anuren mit bestimmten Abschnitten von der der Urodelen in Beziehung zu bringen, so ist damit nicht gesagt, dass die Zustände bei den ersteren von denen bei Urodelen direkt abzuleiten seien. Namentlich die mächtige Entfaltung des unteren Blindsackes (JACOBSON'sches Organ) bei Anuren könnte gegen eine solche Annahme geltend gemacht werden, eben desshalb, weil bei Urodelen eine Tendenz zur Blindsackbildung am JACOBSON'schen Organ fast gar nicht hervortritt.

Dagegen erinnert der Befund bei Rana an den Zustand, wie wir ihn bei Siren fanden, wo der Blindsack gleichfalls sehr mächtig entfaltet und auch zum Theil mit indifferentem Epithel ausgestattet war. Auch die Lage der Drüsenmündung am Rande des specifischen Epithels stimmt in beiden Fällen überein, während bei Siredon und unseren Urodelen die Drüse im Bereich des Sinnesepithels selbst mündet. Das scheint mir dafür zu sprechen, dass die Anuren ziemlich tief am Amphibienstamme sich abzweigten. Die Ähnlichkeiten, die in anderen Punkten zwischen Anuren und Urodelen bestehen, z. B. im Verhalten des hinteren Abschnittes der seitlichen Nasenrinne



und im Verhalten der Choane, können sehr wohl Konvergenzererscheinungen sein. Ein sicheres Urtheil in dieser Frage ist unter Berücksichtigung einer Form allein natürlich nicht abzugeben. Dass es möglich sein wird, durch die Untersuchung einer größeren Formenreihe weitere Aufschlüsse zu erhalten, geht aus der Bemerkung von LEE (26) über die Nasenhöhle von *Pipa americana* hervor. Leider ist die Angabe zu wenig detaillirt, als dass ich sie für die hier verfolgten Zwecke verwerthen könnte.

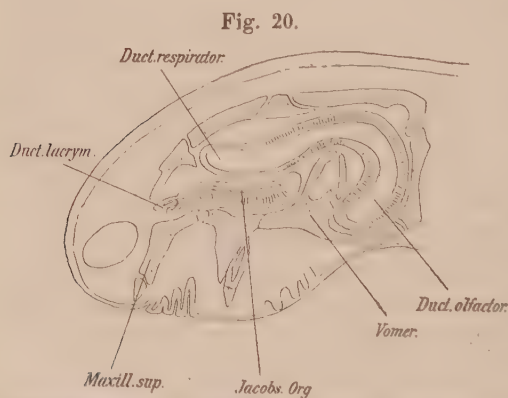
#### IV. Gymnophiona.

Es erübrigt noch einen Blick auf das Verhalten der Nasenhöhle und des JACOBSON'schen Organs bei Gymnophionen zu werfen. In einer neueren Arbeit von BAWDEN (1) ist die Ansicht ausgesprochen, dass gerade diese Formen es seien, die im Verhalten des JACOBSON'schen Organs primitive Zustände zeigten; es wird weiter der Versuch gemacht, die Gymnophionen als Ausgangspunkt für die Beurtheilung der Zustände bei den übrigen Amphibien darzustellen.

Ich selbst habe keine Gelegenheit gehabt, Gymnophionen zu untersuchen; doch verdanken wir namentlich P. und F. SARASIN (33) werthvolle Beiträge zur Kenntniss der Nasenhöhle bei Ichthyophis. Ich lege die genauen und durch sorgfältige Abbildungen illustrierten Darstellungen jener Forscher meinen Ausführungen zu Grunde. Auch

in der WIEDERSHEIM'schen Arbeit über die Gymnophionen (41) ist verwerthbares Material niedergelegt.

Ich will zunächst die Nasenhöhle von Ichthyophis mit den Zuständen derselben bei den übrigen Amphibien vergleichen. Zur Erleichterung der Orientirung füge ich einige Figuren bei, die nach den Abbildungen der Gebrüder SARASIN unter leichter



Ichthyophis. Querschnitt durch Nasenhöhle und JACOBSON'sches Organ. Nach P. u. F. SARASIN (41) Taf. XVI Fig. 17; wenig schematisirt.

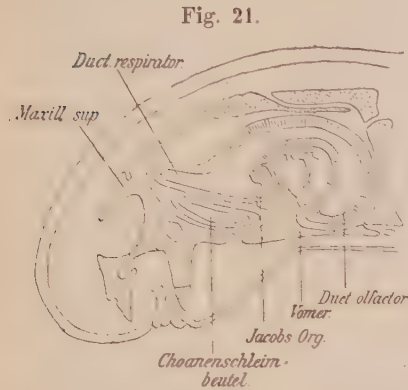
Schematisirung in der Ausführung gezeichnet wurden. Den aus der Vergleichung gewonnenen Gesichtspunkten entsprechend, werde ich

dann der BAWDEN'schen Auffassung gegenüber Stellung zu nehmen haben.

Das Lumen der Nasenhöhle ist bei Ichthyophis sehr weit und geräumig. Durch einen am Boden sich erhebenden breiten Wulst,

der sich durch die ganze Länge der Nasenhöhle von vorn nach hinten erstreckt, wird das Cavum unvollkommen in zwei neben einander liegende Kanäle gesondert. Die Wandungen des medialen Raumes bekleidet Riechepithel, die Wandungen des lateralen sind mit indifferentem Epithel überzogen; am Boden des letzteren liegt hinten die Choane, vorn öffnet sich von der Seite her die Apertura nasalis externa. —

Ich hatte ausgeführt, wie sich von niedrigsten Amphibien an die Regio respiratoria allmählich mehr



Ichthyophis. Querschnitt durch die Nasenhöhle an der Einmündungsstelle des JACOBSON'schen Organs. Nach P. u. F. SARASIN ib. Taf. XVI Fig. 24.

und mehr entfaltet; bei Salamandra konnten wir wenigstens im hinteren Abschnitt der Nasenhöhle einen einigermaßen selbständigen Ductus respiratorius unterscheiden. Bei Ichthyophis ist der respiratorische Theil noch weiter entfaltet; er durchzieht die ganze Länge der Nasenhöhle und ist durch den längsverlaufenden, bodenständigen Wulst ziemlich scharf von dem Ductus olfactorius geschieden. Zum größeren Theile ist diese Erhebung des Bodens mit Riechepithel überzogen, und es wird durch ihn für die spezifische Schleimhaut die Möglichkeit einer größeren Oberflächenvergrößerung geboten. — Ein ähnliches Verhalten des Lumens zeigt Epierium und Siphonops nach WIEDERSHEIM; während bei Coecilia diese Scheidung nur in Andeutungen erkennbar ist. Ob mit diesem Verhalten des Lumens auch eine entsprechende Anordnung des Epithels besteht, geht aus der Darstellung nicht hervor. — In dieser Ausgestaltung des Lumens haben demnach die Gymnophionen eine höhere Entwicklungsstufe erreicht als die übrigen Amphibien.

Von der seitlichen Nasenrinne fehlt in der ganzen Länge des Cavum jede Spur. Die Apertura interna zeigt einfache Verhältnisse. Eine für unsere Zwecke gleichgültige Komplikation ist im Choanenschleimbeutel gegeben; eine Einrichtung, die jedenfalls nichts mit

der Bildung eines sekundären Gaumens zu thun hat. In dem einfachen Verhalten der Apertura interna weist *Ichthyophis* primitivere Zustände als die Urodelen und Anuren auf.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigt das JACOBSON'sche Organ. Dasselbe stellt sich als blindendender Schlauch dar, der medial von der Choane etwas vor ihrem vorderen Rande in die Nasenhöhle mündet (Fig. 21). Unter dem Cavum nasale gelegen, zieht der Blindsack zunächst gerade nach vorn, um dann im rechten Winkel seitwärts abzubiegen. In sein Ende mündet der Thränenkanal (Fig. 20). Der Blindsack ist nicht allseitig vom Sinnesepithel überzogen; an seiner nach oben sehenden Fläche zieht ein Streifen indifferenten Epithels hin; zu beiden Seiten desselben gerade an der Grenze gegen das spezifische Epithel münden zahlreiche Drüsen. Durch die Mündung des Organs in direkter Nähe der Apertura nasalis interna ist auch hier die funktionelle Beziehung zur Mundhöhle ersichtlich. Ob durch die Vermittlung des Ductus lacrymalis das Organ von *Ichthyophis* auch noch als Schnüffelapparat dient, wie SARASIN's ausführen, lasse ich dahingestellt.

Auch bei anderen Formen (*Epicrion*, *Coeilia*) stellt nach WIEDERSHEIM das Organ einen geschlossenen Blindsack dar, der unter der Haupthöhle liegt und in die Choane mündet. Über das Verhalten des Epithels, der Drüsen und des Thränenkanals fehlen Angaben. Aber hier wie dort erfolgt die Innervation des Sinnesepithels durch den ventralen Ast des Olfactorius.

In vielen wichtigen Punkten tritt das JACOBSON'sche Organ von *Ichthyophis* in Gegensatz zu den bisher besprochenen Verhältnissen.

Zunächst ist die Lage der Öffnung medial von der Apertura nasalis interna zu nennen. Bei Siren liegt das Organ zwar medial unter der Haupthöhle; aber durch seine rinnenartige Verlängerung nach hinten tritt es in Verbindung mit dem lateralen Rande der Apertura nasalis interna. Bei Siredon, bei Urodelen und Anuren ist es in viel ausgesprochener Weise der seitliche Rand der inneren Nasenöffnung, zu dem das Organ in Beziehung tritt. Ferner erscheint bei *Ichthyophis* die Mündung sehr weit nach hinten gerückt, bis in die direkte Nachbarschaft der Apertura nasalis interna; bei anderen Gymnophionen mündet es direkt in diese ein. Bei Siren liegt der Zugang zum Organ etwa in der Mitte der Länge der Nasenhöhle; bei Siredon und bei Urodelen liegt der Punkt, wo sich die seitliche Nasenrinne zum JACOBSON'schen Organ vertieft, etwa am Ende des ersten Drittels der Nasenhöhlenlänge. Auch im Bau ergaben sich



Unterschiede; der Blindsack beim Axolotl ist allseitig gleichmäßig mit Sinnesepithel ausgekleidet; bei *Ichthyophis* tritt noch ein Streifen indifferenten Epithels hinzu. Drüsen sind hier in großer Zahl vorhanden und münden am Rande des Sinnesepithels, während wir sonst nur ein oder zwei mächtig entfaltete Drüsen finden, deren Ausführung im Bereiche des Sinnesepithel endet. Das Auffallendste ist endlich die Mündung des Ductus lacrymalis in das laterale Ende des Blindsackes, für die sich ein Analogon weder bei den übrigen Amphibien noch bei den höheren Wirbelthieren findet.

Trotz dieser Eigenthümlichkeiten ist der Blindsack als JACOBSON'sches Organ aufzufassen. SARASIN's suchen schon den Beweis für die Homologie desselben mit dem JACOBSON'schen Organ der höheren Wirbelthiere zu erbringen. Der Grundgedanke ihrer Beweisführung erscheint mir durchaus berechtigt. Weiterhin ist von BURCKHARDT (8) die Homologie des Blindsackes von *Ichthyophis* mit dem JACOBSON'schen Organ der Urodelen auf Grund der Entwicklungsgeschichte begründet worden. Der Vergleich, den BURCKHARDT zwischen der Entwicklung des Organs bei Triton und bei *Ichthyophis* durchführt, lässt sich in einzelnen Punkten unter Berücksichtigung der Beobachtungen der Gebrüder SARASIN noch mehr in das Specielle ausführen. Ich glaube, dass sich dann auch die Abweichungen im Bau und in der Anordnung des Organs, die mediale, weit nach hinten gerückte Lage seiner Öffnung und die Beziehung des Thränenkanals zu demselben verständlich machen lassen; BURCKHARDT lässt diese Punkte bei der Vergleichung unberücksichtigt.

Das JACOBSON'sche Organ legt sich bei *Ichthyophis* an derselben Stelle an wie bei Urodelen, und zwar am unteren Rande der Riechschleimhaut an der medialen Wand des Cavum nasale. Es gestaltet sich weiterhin zu einer rinnenförmigen Einsenkung, die sich nach hinten bis an die Apertura nasalis interna erstreckt. In ganz gleicher Weise verhält sich das Organ bei jungen Tritonlarven und beim jungen Siredon, nur dass das Sinnesepithel weniger weit nach hinten ausgedehnt ist und die Apertura nasalis interna nicht erreicht. — Unter Erweiterung des Nasenlumens dehnt sich weiterhin das Riechepithel von der medialen Wand des Geruchssackes her am Boden desselben in lateraler Richtung aus. Das JACOBSON'sche Organ erfährt die Verlagerung im gleichen Sinne. — Bei Urodelen, wo das Organ in seiner ganzen Länge vor der Apertura nasalis interna gelegen ist, setzt sich seiner Verlagerung kein Hindernis entgegen, und wir finden später das ganze rinnenförmige Organ



lateral zur gesammten Nasenhöhle, aber immer noch am Rande der Riechschleimhaut angeordnet. Nun erst bildet sich in der Fortsetzung des Organs der hintere Theil der seitlichen Nasenrinne aus,

Fig. 22.



Jacobs. Org

Ichthyophis, Larve. Querschnitt durch die Nasenhöhle. Nach P. und F. SARASIN Taf. XVII Fig. 30.

durch den dasselbe zur lateralen Wand der Apertura nasalis interna in Beziehung tritt. — Bei Ichthyophis reicht schon in früher Zeit das Organ bis an die Apertura nasalis interna heran; es spricht sich hierin von vorn herein eine höhere Entwicklung desselben aus. Bei der nun erfolgenden Drehung des Geruchssackes wird der seitlichen Verschiebung des Organs am hinteren Ende naturgemäß durch die Öffnung am Boden der Nasenhöhle ein Ziel gesetzt; so finden wir in gewissen Stadien der Entwicklung das Ende der Rinne gerade

an dem medialen Rande dieser Apertur. Vor der inneren Nasenöffnung dagegen dehnt sich (Fig. 22) wie bei Salamandrinen das Epithel der Regio olfactoria ungehindert über den Boden des Geruchssackes hin lateralwärts aus; und so finden wir hier bei älteren Larven genau wie bei Urodelen das JACOBSON'sche Organ als Rinne ganz lateral gelagert und zwar immer an der seitlichen Grenze der Regio olfactoria. In der Lage gerade am seitlichen Rande des Riechepithels der Haupthöhle, sowie in der rinnenförmigen Gestaltung des Organs stimmen Ichthyophislarven dieses Stadiums vollkommen überein mit Salamandrinenlarven und selbst noch mit ausgewachsenen Urodelen. Die Differenz in der Lage des hinteren Endes der Rinne zur Apertura nasalis interna erklärt sich ohne Schwierigkeit aus den ontogenetischen Vorgängen. Wir werden nicht fehl gehen mit der Annahme, dass die individuelle Entwicklung hier die phylogenetische wiederhole.

Die Divergenz der Entwicklung, durch diese Verhältnisse bereits deutlich, tritt weiterhin immer eklatanter hervor. Bei Urodelen bildet sich unter den oben ausgeführten Bedingungen der hintere Abschnitt der seitlichen Nasenrinne mächtig aus. Bei Ichthyophis dagegen hat das JACOBSON'sche Organ selbst eine Verbindung mit der inneren Nasenöffnung erreicht; die Beziehung zur Mundhöhle ist dadurch eine direktere geworden. Es bleibt daher die Bildung eines Zuleitungsapparates für dasselbe aus und es kommt auch nicht zu jenen Umgestaltungen an der Apertura nasalis interna, für deren Ent-

stehung ja bei Urodelen der erste Anstoß vom JACOBSON'schen Organ ausging.

Weiterhin wird, gegen Ende der Larvenperiode, das rinnenförmige Organ in einen blindgeschlossenen Schlauch übergeführt. SARASIN hat diesen Vorgang leider nicht direkt beobachten können, doch erlaubt wohl der Bau des fertigen Organs einen Rückschluss in dieser Hinsicht. Der Blindsack bei *Siredon* ist allseitig von Sinnesepithel umwandet; er wird entstanden sein, indem das vordere Ende der Einsenkung unter Vermehrung der Elemente des Epithels sich nach vorn vorbuchtete. Bei *Ichthyophis* beteiligt sich ein Streifen indifferenten Epithels, der sich durch die ganze Länge des Blindsackes hinzieht, an der Auskleidung desselben. Dies Verhalten macht es mir wahrscheinlich, dass die Überführung der Rinne in den Schlauch durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsung der Rinnenränder erfolgt; an der Nahtstelle gelangt dabei indifferentes Epithel in die Wandung des Schlauches. Hiernach bestände in dem Blindsack beim *Axolotl* und dem des *Ichthyophis* ein principieller Unterschied; ersterer entsteht durch eine Ausbuchtung einer gegebenen Einsenkung; letzterer durch eine Abschnürung der Einsenkung vom übrigen Lumen der Nasenhöhle. Bei dieser Auffassung erklärt sich auch ohne Weiteres die so weit nach hinten gerückte Lage der Öffnung des Blindsackes bei *Ichthyophis*. Es wird weiterhin auch die Verbindung des Thränenkanals mit dem Blindsack dem Verständnis näher gerückt.

Bei *Siredon* liegt die Mündung des Ductus naso-lacrymalis in ziemlicher Entfernung vom vorderen Ende des JACOBSON'schen Organs. Bei Urodelen fanden wir seine Nasenöffnung dicht an die Stelle herangerückt, wo die seitliche Nasenrinne sich zum JACOBSON'schen Organ vertieft. Wir brauchen nur das gleiche Verhalten für die Stammform von *Ichthyophis* anzunehmen, um zu verstehen, wie bei der Abschnürung der Rinne die Mündung des Thränenkanals in das Bereich des Blindsackes gezogen wird. Unentschieden muss allerdings bleiben, welche funktionellen Momente hier mitspielten. — Dass in der Ontogenie von *Ichthyophis* der Thränenkanal mit dem Organ erst in Verbindung tritt, nachdem sich dasselbe von der Nasenhöhle abgeschnürt hat, spricht nicht gegen diese Auffassung. Auch bei den übrigen Amphibien tritt die Thränenkanalanlage erst später mit dem Epithel der Nasenhöhle in Verbindung.

Aus alledem ergibt sich, dass wir *Ichthyophis* von einer Form abzuleiten haben, die ein JACOBSON'sches Organ besaß, welches als

eine Rinne medial am Boden der Nasenhöhle in direkter Nachbarschaft zu dem Rande der Regio olfactoria lag; also von einer Form, die sehr wohl als Ausgangspunkt für die Zustände bei allen übrigen Amphibien gedient haben kann. Aber von vorn herein macht sich den anderen Gruppen gegenüber eine divergente Entwicklung geltend. Dieselbe kommt im Wesentlichen zum Ausdruck durch die Lage der Öffnung an der medialen Seite der Apertura nasalis interna, durch den Modus der Abschnürung des Blindsackes, und durch die Einbeziehung der Thränenkanalmündung in denselben. —

Aus diesen Ausführungen ergibt sich meine Stellung der BAWDEN'schen Auffassung gegenüber. Ichthyophis, und in ähnlicher Weise wohl auch die übrigen Gymnophionen, zeigen im JACOBSON'schen Organ hochentwickelte Zustände, die kaum als Ausgangspunkt für die phylogenetische Entwicklung angenommen werden können.

Ich wüsste keinen einzigen Grund für die Meinung BAWDEN's anzuführen, dass das JACOBSON'sche Organ ursprünglich eine laterale Lage gehabt hätte. Wo auch immer die Entwicklung des Organs verfolgt wurde, überall legt sich dasselbe an der medialen Wand der Nasenhöhle an, und Schritt für Schritt wurde bei Amphibien, Sauriern und Säugern seine allmähliche Verschiebung bis zur Erreichung der definitiven Lage verfolgt. Wie sich auch das Organ im fertigen Zustande verhalten möge, der Ort, an welchem es sich anlegt, wurde überall als der gleiche nachgewiesen. Ist doch in dieser Thatsache ein wichtiges Argument für die Homologie des Organs in der Wirbelthierreihe gegeben. Eben weil sich das Organ allenthalben an der medialen Wand der Nasenhöhle anlegt, so liegt darin ein zwingender Grund, auch seine ersten phylogenetischen Entwicklungsstadien an der medialen Seite des Nasenkanals zu erwarten.

Ohne jeden Zwang lassen sich die verschiedenen Zustände, in denen das Organ in der Thierreihe auftritt, unter dieser Voraussetzung verstehen, und es besteht keine einzige Thatsache, die gegen diese allgemein gültige Anschauung vorzubringen wäre. Der Auffassung BAWDEN's kann ich demnach eine innere Berechtigung nicht zuerkennen.

## Schlussfolgerungen.

### Übersicht über das JACOBSON'sche Organ und die Nasenhöhle der Amphibien.

Aus den angeführten Befunden geht hervor, dass die mit Sinnesepithel ausgekleideten Nebenräume der Nasenhöhle (JACOBSON'sches Organ) in den verschiedenen Amphibiengruppen thatsächlich auf einander beziehbar sind. Als hypothetisches Ausgangsstadium dürfen wir für alle Formen ein rinnenförmiges Divertikel annehmen, welches in ganzer Ausdehnung mit Sinnesepithel ausgekleidet und medial am Boden des Geruchssackes gerade am Rande des Riechepithels gelagert ist. Von einem solchen Stadium lassen sich die Gymnophionen in der Weise ableiten, dass zunächst die Rinne eine größere Ausdehnung nach hinten gewinnt, dass ferner der vordere Theil derselben durch eine Drehung des ganzen Geruchssackes eine laterale Lagerung empfängt, während ihr hinteres Ende in dieser Verschiebung durch die *Apertura nasalis interna* aufgehalten wird. Es schnürt sich weiterhin die Rinne durch Verwachsung ihrer Ränder vom übrigen Lumen ab; dabei wird die Nasenmündung des Thränenkanals in das Ende des Schlauches einbezogen. So scheint mir das schlauchförmige, am medialen Rande der *Apertura nasalis interna* mündende JACOBSON'sche Organ von *Ichthyophis* entstanden zu sein.

Bei Siren erscheint das vordere Ende der Rinne zu einem mächtigen Blindsack ausgestülpt, der die primitive Lage bewahrt. Innerhalb des Blindsackes hat sich wohl durch partielle Reduktion des Sinnesepithels eine weitere Differenzirung vollzogen; durch eine rinnenförmige Fortsetzung des Blindsackes, die sich im Gebiet des respiratorischen Epithels findet und als Zuleitungsapparat für das Sinnesorgan funktioniert, tritt dasselbe in Beziehung zur lateralen Begrenzung der *Apertura nasalis interna*. — Von einem ähnlichen Zustand dürften sich wohl die Verhältnisse bei Anuren ableiten. Der Blindsack entfaltet sich immer mächtiger, eben so die rinnenförmige Fortsetzung desselben. Wenn dabei auch das vordere blindgeschlossene Ende des Sackes eine mediale Lage gerade unter der Haupthöhle erkennen lässt, so erfährt doch der spaltförmige Zugang zu demselben im hinteren Theile der Nasenhöhle eine Verschiebung in seitlicher Richtung. Diese Verlagerung des Zuganges geht Hand in Hand mit einer Ausdehnung der *Regio olfactoria* am Boden in dem gleichen Sinne.

Bei *Siredon* und *Amblystoma* hat das rinnenförmige Organ durch



Verschiebung des Geruchssackes eine laterale Lage erhalten; es hat sich nach vorn blindsackartig ausgebuchtet und ist außerdem durch eine rinnenförmige Verlängerung, die wieder im Gebiete des respiratorischen Epithels liegt, mit dem seitlichen Rande der Apertura nasalis interna in Verbindung getreten. An diesen Befund lassen sich ziemlich direkt die Zustände bei Urodelen anreihen. Die nach vorn gerichtete Blindsackbildung ist wenig ausgeprägt. Das JACOBSON'sche Organ beharrt auf dem rinnenförmigen Zustande; aber der Zuleitungsapparat zu demselben (der hintere Theil der Nasenrinne) entfaltet sich mächtiger und führt — eben so wie bei Anuren — zu den Umgestaltungen an der Apertura interna, die sich kurz als die erste Bildung eines sekundären Gaumens bezeichnen lassen.

Die Entwicklung der Haupthöhle des Cavum nasale in der Amphibienreihe ist wesentlich durch die Entfaltung des Gesamtlumens charakterisirt; dieselbe erfolgt unter Anpassung an die gegebenen Raumverhältnisse des Schädels. Die Vergrößerung der Wandungen des Geruchssackes geht bei den höheren Formen Hand in Hand mit einer Ausdehnung des specifischen Sinnesepithels über größere Flächen; allenthalben behält dabei die Regio olfactoria ihre Lage in der medialen Hälfte des Geruchskanals. Mehr in die Augen springend ist die Entfaltung der respiratorischen Partien der Schleimhaut; gerade in diesem Gebiete treten die wichtigsten Komplikationen auf. Wie das respiratorische Epithel bei Siren, Siredon, Urodelen und Anuren zum JACOBSON'schen Organ in Beziehung tritt, und wie sich der hintere Theil der seitlichen Nasenrinne bei Caducibranchiaten weiter ausgestaltet, wurde bereits erwähnt. — Im vorderen Theil der Nasenhöhle bildet sich bei Siredon und bei Urodelen im Gebiete der Regio respiratoria eine Rinne, die die Thränenkanalmündung aufnimmt; sie beginnt vorn am vorderen Ende der Nasenhöhle; nach hinten schließt sich direkt in ihrer Verlängerung die Einsenkung des JACOBSON'schen Organs an. Bei Anuren ist diese Rinne gerade an der Mündung des Ductus naso-lacrymalis zu einem Blindsack entfaltet (mittlerer Blindsack BORN's). Eine gleichwerthige Bildung fehlt bei den Formen, die eines Thränenkanals entbehren (Proteus, Siren); sie fehlt ferner bei Gymnophionen, wo die Thränenkanalmündung in das JACOBSON'sche Organ einbezogen ist. Diese Verhältnisse scheinen mir ein weiteres Argument dafür abzugeben, dass die Entstehung jener Rinne im vorderen Abschnitt der Nasenhöhle irgend wie mit dem Ductus lacrymalis in funktionelle Beziehung zu bringen sein wird.

### Zur Genese des JACOBSON'schen Organs.

Nothwendig muss das JACOBSON'sche Organ als eine Differenzierung der Nasenhöhle aufgefasst werden; dafür zeugen die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen nicht minder als die Innervation durch den Olfactorius. — Bei den Amphibien lässt sich aus der Beziehung des Organs zur Mundhöhle die Funktion desselben vermuthen; die gleichen funktionellen Beziehungen zur Mundhöhle sind es, die bei den höheren Wirbelthieren die weitere Ausgestaltung des Organs beherrschen.

Für die Genese des Organs liegen nun zwei Möglichkeiten vor; entweder es entstand unter der Anpassung an die bezeichnete Funktion; dann können wir es nur bei solchen Formen erwarten, bei denen die primitive Riechgrube bereits mit dem Cavum oris in Verbindung getreten ist; also von den Dipnoern (und bestimmten Selachiern) an aufwärts. Die andere Möglichkeit wäre die, dass das Organ bereits ausgebildet war, bevor jene Verbindung sich einleitete. Dann müsste mit der Entstehung der Apertura nasalis interna ein Funktionswechsel des Organs stattgefunden haben. Diese letztere Möglichkeit können wir füglich außer Acht lassen, da bei Fischen bis jetzt kein Organ bekannt ist, das auf das JACOBSON'sche Organ der höheren Formen bezogen werden kann.

Es bleibt nur die erstgenannte Möglichkeit zu erwägen, dass das Organ entstand unter Anpassung an die Funktion, den Mundhöhleninhalt durch Vermittelung des Expirationsstromes einer Kontrolle durch den Geruchssinn zu unterziehen.

Bei Proteus und Menobranchus fehlt das accessorische Geruchsorgan, bei anderen niederen Amphibien zeigt es eine geringe Ausbildung. Diese Thatsachen führten mich zu dem Schluss, dass das JACOBSON'sche Organ in der Amphibienreihe entstanden ist.

Bei Siredon findet sich das Organ durchaus auf der gleichen Stufe der Ausbildung wie bei Amblystoma nach der Metamorphose. Bei den Formen, welche es im erwachsenen Zustande besitzen, legt es sich bereits in früher Larvenperiode an und erreicht noch vor Einleitung der Metamorphose einen hohen Grad der Ausbildung (Urodelen, Ichthyophis); das deutet darauf hin, dass das JACOBSON'sche Organ schon während des Larvenlebens funktionire. Diese Thatsache spricht meines Erachtens gegen die Annahme, dass Proteus und Menobranchus etwa durch das Ausbleiben der Metamorphose und durch die erneute, dauernde Anpassung an das Wasserleben das

JACOBSON'sche Organ wieder eingeübt hätten. Wäre dies der Fall, so könnte man erwarten, dass in frühen Entwicklungsstadien eine vorübergehende Anlage des Organs auftreten würde. Für *Menobranchus* trifft auch dieses nach meinen Beobachtungen an Larven von 12 und 43 mm Länge nicht zu.

Von den oben ausführlich berücksichtigten Befunden kann keiner als ein phylogenetisches Anfangsstadium des Organs hingestellt werden. Aber wenn wir uns die einzelnen Thatsachen vergegenwärtigen und auch die Entwicklungsgeschichte in Betracht ziehen, so lässt sich doch eine Vorstellung über die Entstehungsgeschichte desselben gewinnen.

Bei Triton legt sich das JACOBSON'sche Organ (Larve von 12 mm) im Bereiche der *Regio olfactoria* dicht am unteren Rande der Riechschleimhaut an (vgl. BURCKHARDT 8, Fig. 22, 23, 24). Es ist also ein Theil der anfänglich einheitlichen *Regio olfactoria*, die sich zu dem accessorischen Geruchsorgan entwickelt. Das Gleiche wurde auch bei höheren Formen beobachtet; man vergleiche die Abbildungen, die BEARD (2) von den ersten Entwicklungsstadien von *Lacerta* giebt (Taf. XXXVII Fig. 12; Fig. 25—30 pag. 766).

Die Abgliederung des accessorischen Organs von der eigentlichen Riechschleimhaut erfolgt in der Weise, dass aus der Tiefe Bindegewebe an der Grenze zwischen beiden eindringt. Die Scheidung erfolgt also in ähnlicher Weise, wie sich in späteren Entwicklungsstadien die Gliederung der *Regio olfactoria* in die einzelnen Riechknospen vollzieht. Diese Verhältnisse sind gut bei der Salamanderlarve (Fig. 10 *E*, *F*) zu übersehen (vgl. auch BURCKHARDT 8, Fig. 26).

Bei erwachsenen Thieren schließt vielfach das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs an das der *Regio olfactoria* direkt an, und wiederholt konnte beobachtet werden, dass die Grenze zwischen beiden wenigstens stellenweise undeutlich war (*Siredon*, Triton, Salamanderlarve).

Der enge genetische Zusammenhang spricht sich weiterhin auch in der Innervation aus. Es ist der ventrale Ast des Olfactorius, der hier in Frage kommt. Die Hauptmasse desselben tritt zur Riechschleimhaut; ein Zweig innervirt das JACOBSON'sche Organ; bevor er aber dieses erreicht, giebt er noch feine Seitenzweige ab, die zur *Regio olfactoria* treten (beobachtet bei *Siredon* und der Salamanderlarve). LEE (26) vermuthete dieses Verhalten des ventralen Olfactoriusastes bei *Spelerpes*.

Mit Recht tritt LEE dafür ein, dass das JACOBSON'sche Organ



nicht die Ursache ist für die Theilung des Olfactorius in seine zwei Äste. Das Organ tritt im Gebiete des ventralen Astes auf und wird von den Zweigen desselben versorgt, gerade so wie die benachbarte Riechschleimhaut. Erst mit der höheren Ausgestaltung des Organs gewinnt auch der JACOBSON'sche Nerv eine gewisse Selbständigkeit.

Aus alledem ergibt sich, dass wir das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs aufzufassen haben als einen different gewordenen und abgegliederten Theil der Riechschleimhaut.

Dieser Epithelabschnitt erfährt eine Ausbuchtung. Solche Ausbuchtungen sind an der Riechschleimhaut nichts Besonderes und können allenthalben auftreten. Stellen doch auch die sogenannten Riechknospen gerade bei den niederen Amphibien grubenartige Vertiefungen der Oberfläche vor. Namentlich wenn die einzelnen Knospen etwas umfänglicher sind, und wenn das indifferente Epithel, welches sie von den benachbarten scheidet, etwas stärker vorspringt, lässt sich ohne Schwierigkeit die »Riechknospe« als die Wandung einer Grube oder eines kleinen Blindsackes auffassen. Bei Proteus, Siren und Siredon sind diese Bildungen im Einzelnen sehr verschieden gestaltet; neben größeren finden sich kleinere; bald sind sie rundlich, bald mehr in die Länge gezogen; in letzterem Falle könnte man von einer rinnenförmig eingesenkten »Knospe« sprechen. Vielleicht lässt sich auch die Ausstülpung des JACOBSON'schen Epithels auf solche Riechgruben oder -Knospen beziehen. Dass in der Ontogenie die Abgliederung desselben von der Regio olfactoria in ähnlicher Weise erfolgt wie die Gliederung der Riechschleimhaut in die einzelnen Knospen, wurde erwähnt. Dass das Erstere früher auftritt als das Letztere, ist bei der größeren funktionellen Bedeutung des JACOBSON'schen Organs nichts Auffallendes. Das Sinnesepithel desselben fand ich bei allen untersuchten Formen einheitlich, nirgends konnte ich eine knospenartige Gliederung desselben erkennen. Dem stehen allerdings Beobachtungen von LEE (26) gegenüber; bei Spelerpes und Salamandrina sollen BLAUE'sche Geruchsknospen auch im JACOBSON'schen Organ bestehen.

Die BOWMAN'schen Drüsen münden nach BLAUE (4) in die Knospen, nicht etwa an der Grenze zwischen denselben. Die JACOBSON'schen Drüsen<sup>1</sup> münden bei Siredon und Urodelen im Bereich des

<sup>1</sup> Ichthyophis zeigt auch im Verhalten der JACOBSON'schen Drüsen — große Zahl derselben, Mündung am Rande des Sinnesepithels des Blindsackes — Zustände, die von denen bei den übrigen Amphibien abweichen.



Sinnesepithels des Organs; bei Siren allerdings am Rande des Sinnesepithels; aber hier ließ sich wahrscheinlich machen, dass eine partielle Reduktion der spezifischen Elemente stattgefunden hatte. Es ergeben sich also eine Reihe von Momenten, die auf eine gewisse Übereinstimmung zwischen den Knospenbildungen der Regio olfactoria und dem primitiven JACOBSON'schen Organ hinweisen. Es wäre möglich, dass eine oder mehrere solcher Riechknospen, die gerade am medialen unteren Rande der Regio olfactoria lagerten, die Grundlage abgegeben haben, auf der sich das JACOBSON'sche Organ entwickelte.

Der Anstoß für die Differenzirung desselben wird meines Erachtens durch die Verbindung des Cavum nasale mit dem Cavum oris vermittels der Apertura interna gegeben. Wo diese Verbindung fehlt, hat die Nasengrube allein die Aufgabe, das umgebende Medium sensoriell zu prüfen. Mit der Ausbildung der Apertura nasalis interna erweitert sich die Leistung der Nasenhöhle. Außer für den ursprünglichen Zweck, dient sie nun auch als Respirationsweg; damit ist die Möglichkeit gegeben, auch den expirirten Strom und damit den Mundhöhleninhalt unter die Kontrolle des Geruchssinnes zu stellen.

Man kann sich leicht davon überzeugen, dass — bei Siredon z. B. — die Prüfung der aufgenommenen Nahrung erst in der Mundhöhle erfolgt. Ein hungriger Axolotl schnappt nach Allem, was man ihm vorhält. Nicht Zusagendes wird durch einen intensiven Wasserstrom aus dem Maule herausgespült. Es liegt auf der Hand, dass die Zuhilfenahme des Geruchssinnes bei der Prüfung des aufgenommenen Bissens dem Thiere von Vortheil sein wird.

Bei Proteus und Menobanchus wird die ganze Regio olfactoria an der sensoriellen Prüfung des Expirationsstromes betheiligt sein. Es ist nun sehr wohl denkbar, dass ein für den Expirationsstrom vielleicht besonders günstig gelegener Abschnitt der Regio olfactoria ausschließlich diese specielle Leistung übernimmt und unter Anpassung an diese Funktion eine besondere Ausgestaltung erfährt. Es leitet sich so eine Sonderung der anfänglich einheitlichen Regio olfactoria in zwei Abschnitte ein; der eine behält die ursprüngliche Aufgabe des Geruchsorgans, die Prüfung des umgebenden Mediums; dem zweiten fällt die besondere, erst durch die Ausbildung der Nasenhöhle als Respirationsweg ermöglichte Aufgabe zu, den Expirationsstrom und damit den Mundhöhleninhalt zu kontrolliren. Letzterer wird zum JACOBSON'schen Organ. Die Differenzirung des-

selben stellt sich so als die Folge einer Arbeitstheilung an den percipirenden Apparat des Geruchsorgans dar. Bei den meisten Amphibien bestreicht der Expirationsstrom allerdings auch noch die Regio olfactoria. Aber je mehr sich die Nasenhöhle ausgestaltet, desto mehr wird der Expirationsstrom von der Regio olfactoria abgedrängt. Die Entfaltung der Regio respiratoria bei Urodelen wirkt bereits in diesem Sinne. Bei Gymnophionen markirt der längsverlaufende Wulst am Boden der Nasenhöhle eine Scheidung in den medialen Ductus olfactorius und in den lateralen Ductus respiratorius, in dessen Gebiet die innere und äußere Nasenöffnung liegt. Bei Säugethieren verhindert die Lamina terminalis ziemlich vollkommen den Zutritt des Expirationsstromes zur Regio olfactoria; beim Menschen ist es die Concha inferior, die durch ihre Anordnung die expirirte Luft zwingt, den unteren Nasengang zu passiren.

Bei Amphibien erscheint das JACOBSON'sche Organ noch als ein Theil des Cavum nasale, der nur funktionell und weiterhin durch Vermittelung von mehr oder weniger hoch entwickelten Hilfsapparaten in Beziehung zur Mundhöhle getreten ist. Nur bei Gymnophionen ist die Abschnürung von der Nasenhöhle vollzogen und durch die Mündung in die Apertura nasalis interna (oder doch in direkter Nähe derselben, Ichthyophis) die direkte Verbindung mit der Mundhöhle eingeleitet. Bei Sauriern und Ophidiern emancipirt sich das Organ völlig von der Nasenhöhle und gewinnt die direkte Verbindung mit der Mundhöhle. Für seine Funktion wird dabei die vermittelnde Rolle, die ursprünglich der Expirationsstrom spielte, überflüssig.

#### Die seitliche Nasenrinne der Urodelen und Anuren und der Sinus maxillaris der Säugethiere.

Die seitliche Nasenrinne der Caducibranchiaten ist in ihrem hinteren Theile wiederholt mit dem Sinus maxillaris der Säuger verglichen worden. Meines Wissens war BORN (5) der Erste, der dieser Meinung Ausdruck verlieh. Er sagt (5, pag. 583), durch die Kürze des Gaumens sei es bedingt, dass bei Amphibien die Kieferhöhle in das Cavum oris sich öffnet; mit der Ausbildung des Gaumens bei Säugern gelange sie ganz in das Bereich der Nasenhöhle.

WIEDERSHEIM stellt sich gleichfalls auf diesen Standpunkt; er geht aber noch weiter in seiner Hypothese als BORN; in der neuesten Auflage seines Grundrisses (pag. 318) äußert er sich: »Erwägt

man weiter, dass bei Amphibien und Reptilien stets auch noch die Kieferhöhle von Riechschleimhaut ausgekleidet ist, so wird die ursprüngliche Bedeutung dieser Nebenhöhlen als wichtige Beigaben zum Riechorgan ersichtlich.«

Ich habe diesen Ausspruch nur hinsichtlich der Amphibien auf seine Berechtigung zu prüfen. Wenn ich WIEDERSHEIM recht verstehe, soll der Sinus maxillaris bereits bei Amphibien bestehen und soll seine Entstehung in analoger Weise, wie dies von ZUCKERKANDL (45) und mir (36) für den Sinus frontalis und sphenoidalis bei Säugethieren ausgesprochen wurde, durch die Ausgestaltung des peripheren Geruchsorgans bedingt sein. Nun wird aber der mit Riechschleimhaut versehene Theil der Kieferhöhle wenige Seiten später mit dem JACOBSON'schen Organ verglichen. Man muss hieraus naturgemäß den Schluss ziehen, dass das JACOBSON'sche Organ den Anlass gebe zur Entstehung des Sinus maxillaris.

Eine derartige Annahme erweckt schon an und für sich Bedenken, wenn man die Anordnung der Theile bei Säugethieren in Betracht zieht; der Sinus an der lateralen Wand der Nasenhöhle oberhalb des Maxilloturbinale, das JACOBSON'sche Organ am Septum im Bereich des unteren Nasenganges. Es ist mir absolut unmöglich, mir vorzustellen, wie diese beiden, durch ihre Beziehungen zur übrigen Nasenhöhle so ganz verschiedenen Theile sich aus der einheitlichen Anlage bei Amphibien ableiten sollten.

Die seitliche Nasenrinne der Urodelen erhält eine mehr oder weniger vollständige Wandung durch die knorpelige Nasenkapsel. Das trifft auch für den Sinus maxillaris der Säugethiere zu, dessen ontogenetische Anlage eine Umwandlung von der Knorpelkapsel empfängt. Außer der knorpeligen Wandung erhält die seitliche Nasenrinne noch eine knöcherne, und zwar durch das Os maxillare; sie liegt in dem Winkel, den der aufsteigende Fortsatz und der Gaumenfortsatz desselben mit einander bilden. Diese Beziehung zum Oberkiefer dürfte wohl den ersten Anlass zu der irrthümlichen Auffassung der seitlichen Nasenrinne als Kieferhöhle gegeben haben. Dabei ergibt sich aber schon ein Unterschied; der Sinus maxillaris der Säugethiere stellt eine Ausbuchtung der Nasenhöhle in den Körper des Maxillare dar. Ein Körper fehlt aber dem Oberkieferknochen der Urodelen.

Um die Frage zur Entscheidung bringen zu können, ob zwischen den genannten Bildungen Beziehungen bestehen oder nicht, ist es nöthig, etwas weiter auszuholen. Eine Antwort hierauf wird nur zu



finden sein, wenn das Verhalten der fraglichen Theile zur ganzen Nasenhöhle in Betracht gezogen wird.

Der Sinus maxillaris der Säugethiere stellt durchgehends eine lateral gerichtete Ausbuchtung der Nasenhöhle dar, die mehr oder weniger deutlich gegen die letztere abgegrenzt ist. Bei niederen Säugethieren liegt der Zugang vor der Regio olfactoria; bei Primaten liegt er unterhalb derselben; aus dieser Beziehung lässt sich demnach ein sicheres Kriterium nicht ableiten, da sich schon innerhalb der Säugethiere so erhebliche Verschiebungen ergeben. Wichtiger ist die Lage zum Maxilloturbinale; der Zugang zum Sinus liegt allenthalben oberhalb desselben, wie auch die Konfiguration der Nasenhöhle beschaffen, wie auch im Speciellen gerade die untere Muschel angeordnet sei. Es ist also für den Sinus maxillaris der Säuger die Lage oberhalb des Maxilloturbinale als typisches Merkmal festzustellen. Eine Bildung bei tiefer stehenden Thierformen, die diesem Nebenraume gleichzusetzen sein soll, müsste sich in gleicher Lage zu dem Homologon des Maxilloturbinale finden. Die Muschel der Saurier ist nach GEGENBAUR (15) homolog dem Maxilloturbinale der Säuger; bei Amphibien fehlt im Allgemeinen jegliche Muschelbildung; wenn es aber möglich ist, die Stelle zu bestimmen, an welcher die Muschelbildung erfolgt, so müsste ein Sinus maxillaris oberhalb dieser Stelle liegen.

Gegen diese Erwägung ließe sich einwenden, dass bei den eingreifenden Umgestaltungen, welche die Nasenhöhle im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung erfährt, sich sehr wohl derartige Lagebeziehungen verändern können. Es könnte auf das JACOBSON'sche Organ mit seinem mannigfachen Ortswechsel hingewiesen werden. Aber bei diesen Lageveränderungen lässt sich Schritt für Schritt der durchlaufene Weg verfolgen, und bestimmte Lagebeziehungen bleiben dabei immer gewahrt. Der Abschnitt der Nasenhöhle, mit welchem das JACOBSON'sche Organ in Verbindung steht, ist in der ganzen Thierreihe gleichwerthig. Die Verschiebungen im Bereiche der Nasenhöhle, so großartig sie auch erscheinen mögen, haben doch ihre Grenzen. Nun ist es klar, dass eine seitlich gerichtete Ausbuchtung des Cavum nasale nicht einen in das Lumen hineinragenden Vorsprung seiner Wandung ohne Weiteres passiren kann. Mit anderen Worten, es erscheint unmöglich, dass wir den Zugang zum Sinus maxillaris einmal oberhalb, das andere Mal unterhalb der Muschel finden. — Es genügt daher die Stelle an der Wandung der Amphibiennasenhöhle zu bestimmen, an welcher die Muschelbildung



erfolgt, um einen sicheren Anhaltspunkt für die Entscheidung der angeregten Frage zu gewinnen.

Schon BORN (6, pag. 136) hat ausgeführt, dass diese Stelle bei Amphibien genau festgestellt werden kann, dass sie überdies bereits leicht gegen das Lumen der Nasenhöhle vorgebuchtet ist. Ich kann die Angaben BORN's bestätigen. Schon bei Siredon ist ein solches Verhalten nachweislich. Bei der Besprechung der Knorpelkapsel wies ich auf eine leichte muldenförmige Einsenkung der seitlichen Partie des knorpeligen Nasenhöhlendaches hin. Sie schließt sich an den hinteren Rand der der *Apertura nasalis externa* entsprechenden Öffnung der Kapsel an und verstreicht nach hinten allmählich. An ihrem hinteren Ende findet sich ein Loch, durch welches ein Zweig des Nasenastes des *N. trigeminus* nach außen hindurchtritt. In dieser Mulde liegt der Thränenkanal und der Deckknochen, der denselben umwandet. Man kann sagen, die leichte Einsenkung der Kapsel sei durch die Auflagerung des Thränenkanals bedingt. Dieselbe findet sich im Bereiche des Riechepithels.

Salamanderlarven zeigen ähnliche Verhältnisse, nur ist die Einbuchtung der seitlichen Nasenwand viel deutlicher ausgeprägt als bei Siredon; sie besitzt aber die gleiche Lage zum hinteren Rande der *Apertura externa* und zu dem Nervenloch. Außen liegt in dieser Mulde wiederum der Thränenkanal, ferner noch die Schläuche der *Gill. nasales externae*. Die Tiefenzunahme der Mulde kann durch letztere bedingt sein. Die Einsenkung der Kapsel ruft an der Innenfläche des Geruchssackes eine ganz leichte Vorwölbung hervor; auf derselben verläuft die Grenze zwischen Riechschleimhaut und *Regio respiratoria*.

Durch die Lage zwischen dem hinteren Rande der *Apertura externa* und dem Nervenloch ist diese Vorwölbung genau bestimmt. Ihre Beziehung zur *Regio olfactoria* kann sich verändern. Wir finden auch beim erwachsenen Salamander diese nach innen gerichtete Vorwölbung der Nasenkapsel, aber die Grenze zwischen Riechschleimhaut und indifferentem Epithel verläuft oberhalb derselben. Für die Genese der Nasenmuschel überhaupt sind die Befunde bei Siredon und bei der Salamanderlarve von großer Bedeutung. Eine Vorwölbung der Nasenwandung im Bereiche der *Regio olfactoria* wird hier augenscheinlich durch ein von außen wirkendes Moment hervorgerufen, nämlich durch den Verlauf des *Ductus lacrymalis* über die äußere Fläche der Kapsel hin, sowie durch die Auflagerung von Drüsen auf dieselbe.

Vergegenwärtigen wir uns kurz das Verhalten der Sauriermuschel (vgl. BORN, 6). Das knorplige Gerüst derselben verhält sich bei *Lacerta* so, als wenn die seitliche Wandung der Nasenkapsel eine kurze Strecke hinter der *Apertura externa* stark nach hinten gegen die Richtung des Geruchskanals eingedrückt sei. Es formirt so einen nach hinten gerichteten, konisch verjüngten Blindsack, der frei in das Lumen der Nasenhöhle vorspringt, sich an der Außenfläche der Kapsel mit einem rundlichen Loche öffnet und an den Rändern dieser Öffnung kontinuierlich mit der übrigen Nasenkapsel zusammenhängt. Am oberen Rande dieser Öffnung liegt ein Loch, durch welches ein Zweig des *R. nasalis n. trigemini* an die Oberfläche tritt. Das ganze Lumen ist ausgefüllt mit den Schläuchen der mächtig entfalteten *Gland. nasalis externa*. Der Thränenkanal, der bei Sauriern eine Anordnung zeigt, die völlig von der bei den Urodelen abweicht, hat keine Beziehung zur Muschel. Von der dem Nasenlumen zugekehrten Fläche der letzteren ist der nach oben sehende Theil mit Riechepithel überzogen, der nach unten gerichtete trägt indifferentes Epithel.

In ihrer Lage zwischen dem hinteren Rande der *Apertura externa* und dem Nervenloch stimmt die Muschel genau mit jener Vorwölbung der Amphibiennasenhöhle überein. Unter Berücksichtigung anderer Kriterien komme ich also zu demselben Resultat wie BORN. Von den bei *Siredon* und der Salamanderlarve bestehenden Verhältnissen ausgehend, stelle ich mir die Genese der Sauriermuschel in folgender Weise vor. Durch den Thränenkanal entstand zunächst jene leichte, gegen das Nasenlumen gerichtete Einsenkung der Wand im Bereiche der *Regio olfactoria* bei *Siredon*. Diese verstärkt sich durch die Schläuche der *Gl. nasalis externa*, die sich der Außenfläche der Kapsel auflagern (Salamanderlarve). Weiterhin entfaltet sich die äußere Nasendrüse, die bei den untersuchten Formen nur einen geringen Grad der Ausbildung besitzt; sie benutzt die vorgebildete Einsenkung zu ihrer Ausbreitung und trägt ihrerseits zur Vergrößerung derselben bei. Der Thränenkanal entzieht sich fernerhin dieser Region.

Der Einbiegung der Wand von außen entspricht natürlich eine Vorwölbung derselben nach innen. Von Anfang an liegt diese im Bereich der *Regio olfactoria*. Die Oberfläche des Geruchsackes wird durch sie vergrößert, und so die Möglichkeit für eine Ausbreitung der Riechschleimhaut gegeben. Neben dem ersten, von außen wirkenden Moment ist damit für die Muschelbildung ein zweites, phy-

siologisches gegeben. Das Geruchsorgan, das von den Amphibien zu den Sauriern eine bedeutende Ausgestaltung erfährt, zieht die durch äußere Momente veranlasste Bildung in seinen Dienst und bedingt eine weitere specialisirte Ausgestaltung derselben.

Ich kann BORN durchaus beipflichten, wenn er die leichte Vorwölbung an der Nasenhöhlenwandung der Amphibien als ein Initialstadium der Muschelbildung auffasst. —

Die seitliche Nasenrinne und das JACOBSON'sche Organ der Urodelen liegt im Bereiche der Regio respiratoria, also unterhalb der Stelle der Wandung, an welcher sich die Muschelbildung einleitet; eben so liegt die sog. Kieferhöhle der Saurier (BORN) unterhalb der Muschel. Nach den obigen Ausführungen ist sowohl für die seitliche Nasenrinne der Amphibien, wie für die sog. Kieferhöhle der Saurier die Homologie mit dem Sinus maxillaris der Säuger auszuschließen. Da die Homologie des JACOBSON'schen Organs in der Amphibienreihe nachgewiesen werden konnte, so ist dieser Schluss auch auf die sog. Kieferhöhle der Gymnophionen (WIEDERSHEIM) auszudehnen. Irgend welche genetische Beziehungen zwischen dem JACOBSON'schen Organ und dem Sinus maxillaris der Säuger lassen sich demnach nicht nachweisen.

### Resultate.

Das JACOBSON'sche Organ entsteht wahrscheinlich in der Reihe der Amphibien; das Fehlen desselben bei Proteus und Menobranchus ist demnach wohl als primitiver Zustand aufzufassen.

Meiner Meinung nach erfolgt der Anstoß zur Bildung des Organs durch eine Arbeitstheilung in der Funktion der Regio olfactoria. Die ursprüngliche Aufgabe des Geruchsorgans, in der Prüfung des umgebenden Mediums gegeben, komplicirt sich nach Ausbildung der Apertura nasalis interna durch die sensorielle Kontrolle des Exspirationsstromes und — durch Vermittelung desselben — des Mundhöhleninhaltes. Unter Anpassung an diese Funktion wird ein Theil der Regio olfactoria different, gliedert sich von derselben ab und lässt ein besonderes Organ hervorgehen, das JACOBSON'sche Organ. Durch den engen Anschluss des specifischen Epithels desselben an das Sinnesepithel der Regio olfactoria, sowie durch die Innervation kommt der genetische Zusammenhang zwischen beiden bei Amphibien noch vielfach zum Ausdruck; nicht minder deutlich durch die ontogenetischen Vorgänge bei diesen wie bei den höheren Wirbelthieren.



Als primitivste Form nehme ich — hypothetisch — eine rinnenförmige Einsenkung der Regio olfactoria an, welche medial am unteren Rande der letzteren liegt. Vielleicht ist diese Einsenkung auf die allgemein verbreiteten grubenförmigen Einsenkungen der Riechschleimhaut (Riechknospen) zu beziehen, indem eine oder mehrere solcher Knospen die rinnenförmige Organanlage hervorgehen ließen.

Von einem derartigen Zustande scheinen mir die verschiedenen Befunde in den einzelnen Amphibiengruppen in divergenten Richtungen ableitbar.

Bei Gymnophionen (Ichthyophis) dehnt sich die Rinne weiter nach hinten aus; sie erfährt durch Verschiebungen des ganzen Geruchssackes in ihrem vorderen Theil eine Verschiebung in seitlicher Richtung; ihrem Ende wird durch die Apertura interna in der gleichen Bewegung ein Hindernis in den Weg gelegt. Durch Verwachsung der Rinneuränder entsteht ein schlauchförmiger Blindsack. Bei der Abschnürung wird der Thränenkanal mit seiner nasalen Mündung in das Bereich desselben gezogen; die Mündung des Schlauches liegt an der medialen Wand der inneren Nasenöffnung.

Bei Siren erfährt die Rinne eine blindsackartige, nach vorn gerichtete Ausstülpung, die sich durch partielle Rückbildung des Sinnesepithels in zwei Abschnitte gliedert; das Organ behält dabei seine mediale Lage. Ein ähnliches Verhalten kann als Ausgangspunkt für die Zustände bei Anuren dienen; nur ist der Zugang zum Organ in lateraler Richtung verschoben, und erfährt der Blindsack unter zunehmender Ausdehnung des indifferenten Epithels eine mächtige Entfaltung.

Durch Wachstumsverschiebungen in den Wandungen des Geruchssackes erfährt das Organ bei Siredon und Urodelen eine seitliche Verlagerung; sein vorderes Ende buchtet sich beim Axolotl nach vorn zu einem Blindsack aus; bei Urodelen ist die Blindsackbildung weniger deutlich ausgeprägt.

Dem Sekret der Drüsen, die mit dem Organ allenthalben in Verbindung stehen, schreibe ich die Funktion zu, das Divertikel von eingedrungenen Fremdkörpern zu reinigen, ferner die Erregung der nervösen Endapparate zu vermitteln.

Von den primitiven Amphibienformen zu den höher stehenden vollzieht sich, wohl als Anpassung an die Funktion der Nasenhöhle als Respirationsweg, eine Entfaltung des Nasenhöhlenlumens. Die hierdurch veranlasste Oberflächenvergrößerung der Wandung kommt



zum Theil der Regio olfactoria zu Gute. Es spricht sich hierin eine zunehmende Dignität des Geruchsorgans aus. Die einzigen Komplikationen, die im Gebiet der Regio olfactoria auftreten, sind wulstförmige Erhebungen am Boden der Nasenhöhle, durch welche eine größere Flächenausdehnung der Riechschleimhaut ermöglicht wird. Andeutungsweise bei Anuren auftretend, zeigen sie bei Gymnophionen eine bedeutende Ausgestaltung. In stärkerem Maße als es an der Regio olfactoria ersichtlich ist, führt die Erweiterung des Lumens zu einer Entfaltung der Regio respiratoria.

Die einheitliche Regio respiratoria, in Form eines verhältnismäßig schmalen Streifens indifferenten Epithels, welcher die Apertura nasalis externa mit der inneren Nasenöffnung verbindet, entsteht wahrscheinlich mit dem Verschluss der Nasengaumenrinne. Der Zustand bei Proteus, wo die einheitliche Regio respiratoria fehlt, wäre demnach als ein sekundärer aufzufassen. — Im Gebiete der Regio respiratoria vollziehen sich die wichtigsten Differenzirungen in der Amphibienreihe.

Im hinteren Theil der Nasenhöhle treten in der Fortsetzung des JACOBSON'schen Organs rinnenförmige Einsenkungen im Gebiet der Regio respiratoria auf, die zunächst nur als Hilfsapparate für jenes Sinnesorgan dienen. Bei Siren verläuft eine solche Rinne gegen den seitlichen Rand der Apertura nasalis interna, bei Siredon setzt sie sich bis in das Bereich desselben fort; bei Urodelen, noch mehr bei Anuren, hat sie an Tiefe und Weite gewonnen und verläuft durch die Öffnung hindurch, um am Dache der Mundhöhle ihr Ende zu finden. Sie behält dabei ihre Funktion als Zuleitungsapparat für das JACOBSON'sche Organ, gewinnt aber einen weitergehenden Einfluss auf die Stromregulirung in der Nasenhöhle. Beide Momente wirken bei ihrer Ausgestaltung zusammen. Ihre Entfaltung bedingt Veränderungen im Bereich der Apertura nasalis interna. Durch die seitliche, spaltförmige Verlängerung der primitiven inneren Nasenöffnung entsteht die sekundäre Choane, und es wird hierdurch der erste Anstoß zur Bildung eines sekundären Gaumens gegeben.

Im vorderen Theil des Cavum nasale entsteht vielleicht unter dem Einfluss der Thränenkanalmündung gleichfalls eine rinnenförmige Einsenkung. Sie fehlt bei Proteus und Siren, die des Ductus lacrymalis entbehren, sie fehlt bei Ichthyophis, wo der Kanal zum JACOBSON'schen Organ in Beziehung tritt. Sie ist dagegen deutlich bei Siredon, Amblystoma und Urodelen, wo der Thränenkanal in sie mündet. Sie liegt hier in einer Flucht mit dem JACOBSON'schen

Organ und dessen Fortsetzung und wurde desshalb mit der letzteren unter der Bezeichnung »seitliche Nasenrinne« zusammengefasst. Durch diese Bezeichnung soll nicht eine morphologische Einheit ausgedrückt werden. Der genetisch älteste Theil der seitlichen Nasenrinne der Urodelen ist das JACOBSON'sche Organ; daran schließt der hintere Abschnitt, der als Zuleitungsapparat für das letztere entstand, später eine mächtigere Entfaltung unter Erweiterung seiner Funktion erfuhr. Als dritter Abschnitt kommt der vorderste Theil hinzu, der den Ductus naso-lacrymalis aufnimmt. Im Gebiete des letzteren, gerade an der Mündungsstelle des Thränenkanals, entwickelt sich bei Anuren ein besonderer Blindsack.

Die Entfaltung des Gesamtlumens der Nasenhöhle erfolgt unter Anpassung an die gegebenen Raumverhältnisse des Schädels vorwiegend im queren Durchmesser. Die Regio olfactoria behält dabei allenthalben eine mediale Lage. Mit der zunehmenden Ausdehnung der Regio respiratoria entstehen Einrichtungen, die auf eine Ablenkung des expiratorischen Stromes von dem Gebiete der Riechschleimhaut hinzielen. Andeutungsweise treten diese bei Urodelen auf, wo sich bei Salamandra wenigstens im hinteren Theil des Cavum nasale bereits ein besonderer Ductus respiratorius erkennen lässt. Noch deutlicher ist diese Scheidung bei einigen Gymnophionen durchgeführt, wo die Nasenhöhle durch den bodenständigen, längsverlaufenden Wulst in ihrer ganzen Länge in den medialen Ductus olfactorius und den lateralen Ductus respiratorius geschieden ist. Bei Anuren ist eine ähnliche Einrichtung in ihren ersten Anfängen zu erkennen.

Eine Kieferhöhle, die dem gleichnamigen Gebilde bei Säugethieren zu homologisiren wäre, fehlt den Amphibien. Die sogenannte Kieferhöhle der Urodelen und Anuren, eben so die der Gymnophionen, darf nicht in Parallele gestellt werden mit dem Sinus maxillaris der Säugethiere, ist auch kein Vorläufer derselben. In der vorliegenden Arbeit wurde dem durch Vermeidung der bisher üblichen Bezeichnung und durch Ersatz derselben durch den Namen »seitliche Nasenrinne oder seitlicher Nasengang« Rechnung getragen.

## Benutzte Litteratur.

- 1) H. H. BAWDEN, The Nose and JACOBSON's Organ with especial Reference to Amphibia. Journ. of Comparat. Neurolog. 1894. pag. 115.
- 2) J. BEARD, The nose and JACOBSON's Organ. Morph. Studien. 1. Jena 1889. Zoolog. Jahrb. Abtheilung für Morphologie. III.
- 3) BISCHOFF, *Lepidosiren paradoxa*. Leipzig 1840.
- 4) J. BLAUE, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentlich über Endknospen als Endapparate des Nervus olfactorius. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1884.
- 5) G. BORN, Über die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. II. 1876.
- 6) — Die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. I. Morphol. Jahrbuch. Bd. V. 1879.
- 7) P. BUJOUR, Contribution à l'étude de la metamorphose de l'Ammocoetes branchialis et Petromyzon Planeri. Revue biologique du Nord de la France. 1890/91. pag. 382.
- 8) P. BURCKHARDT, Untersuchungen am Gehirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LII. 1891.
- 9) P. CONFIGLIACHI e M. RUSCONI, Monographia del proteo anguineo di Laurenti. Pavia 1819. pag. 93—95.
- 10) ALEX. DOGIEL, Über den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXIX.
- 11) A. ECKER, Die Anatomie des Frosches. III. Abth. Lehre von den Eingeweiden, dem Integument und den Sinnesorganen. Bearbeitet von R. WIEDERSHEIM. Braunschweig 1882.
- 12) J. G. FISCHER, Anatomische Abhandlung über die Perennibranchiaten und Derotremen. 1864.
- 13) FLEISCHER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des JACOBSON'schen Organs und zur Anatomie der Nase. Sitzungsberichte der phys.-med. Societät zu Erlangen. 1877.
- 14) E. GAUPP, Primordialceranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. Eine entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Untersuchung. Morphologische Arbeiten. Herausgegeben von SCHWALBE. II. 1893.
- 15) C. GEGENBAUR, Über die Nasenmuscheln der Vögel. Jenaische Zeitschrift. VII. 1873.
- 16) A. GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- 17) GÜNTHER, *Ceratodus*. Phil. Trans. Vol. CLXI. 1871.
- 18) P. HERZFELD, Über das JACOBSON'sche Organ des Menschen und der Säugethiere. Zoolog. Jahrb. Abtheilung für Anatomie und Ontogenie. III.
- 19) T. H. HUXLEY, On the position of the anterior nasal apertures in *Lepidosiren*. Proc. of the Zool. Soc. of London. 1876.
- 20) HYRTL, *Lepidosiren paradoxa*. Prag 1845.
- 21) JUNGersen, Bidrag til kundskaben om det JACOBSON'ske Organ hos tvirvel-dyrene. Saertigt af Metropolitanskolens Indbydelseskraft for 1881.
- 22) A. v. KÖLLIKER, Über die JACOBSON'schen Organe des Menschen. Gratulationsschrift der Würzburger med. Fakultät für RINECKER. 1877.

- 23) A. v. KÖLLIKER, Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Verhandlungen der phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. XVII. Nr. 8.
- 24) P. LANGERHANS, Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*. Berichte der naturforsch. Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. VI. 3.
- 25) LEYDIG, Anatomische und histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
- 26) ST. LEE, Zur Kenntniss des Olfactorius. Berichte der naturforsch. Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. VII.
- 27) A. OPPEL, Beiträge zur Anatomie des *Proteus anguineus*. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIV. 1889.
- 28) W. N. PARKER, Zur Anatomie und Physiologie von *Protopterus annectens*. Berichte der naturforsch. Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. IV. 1889.
- 29) G. P. PIANA, Contribuzione alla conoscenza della Struttura e della funzione dell' Organo del JACOBSON. Mem. d. Accad. delle Scienze dell' istituto di Bologna. Serie IV. Tomo I. 1880. pag. 421.
- 30) L. POGOJEFF, Über die feinere Struktur des Geruchsorgans des Neunauges. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXI.
- 31) H. RATHKE, Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke oder des *Petromyzon fluviatilis* des Linneus. Danzig 1825.
- 32) M. SAGEMEHL, Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. III. Morpholog. Jahrbuch. Bd. X. pag. 77. 1885.
- 33) P. und F. SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Wiesbaden 1887—1893. II. pag. 175.
- 34) W. B. SCOTT, Beiträge zur Entwicklung des *Petromyzon*. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1882.
- 35) — Notes on the Development of *Petromyzon*. Journal of Morphology. Boston. I. 1887.
- 36) O. SEYDEL, Über die Nasenhöhle der höheren Säugethiere und des Menschen. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.
- 37) LEON VAILLANT, Mémoire pour servir à l'histoire anatomique de la Sirène lacertine. Annal. d. Sciences natur. Paris. XIX. 1863.
- 38) WALDSCHMIDT, Beiträge zur Anatomie des Centralnervensystems und des Geruchsorgans von *Polypterus bichir*. Anatomischer Anzeiger. 1887. pag. 308.
- 39) R. WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1893. III. Aufl.
- 40) — Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrbuch. Bd. III. 1877.
- 41) — Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
- 42) H. H. WILDER, Die Nasengegend von *Menopoma alleghaniense* und *Amphiuma tridactylum*, nebst Bemerkungen über die Morphologie des Ramus ophthalmicus profundus trigemini. Zoolog. Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie und Ontogenie. Bd. V.
- 43) — A contribution to the Anatomy of *Siren lacertina*. Dissertation. Zool. Jahrbücher. Bd. IV.
- 44) G. WINTHER, Fiskenes Ansigt. Naturhistorisk Tidsskrift 3. R. 10. B. 1875 und 1876. Kjöbenhavn.
- 45) E. ZUCKERKANDL, Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere. Stuttgart 1887.



# Zur Entwicklung der ventralen Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur der Vögel und Säugethiere.

Von

**Dr. Alfred Fischel,**

Prosektor am anatomischen Institute der deutschen Universität in Prag.

---

Mit Tafel XXVIII.

---

Durch die Untersuchungen von BALFOUR, DOHRN und RABL ist nachgewiesen worden, dass sich an der Bildung der Extremitäten der Selachier die Urwirbel mit Fortsätzen ihrer ventralen Kanten — den sogenannten Muskelknospen — betheiligen.

Aus den zahlreichen folgenden Arbeiten schien als ein allgemeines Gesetz hervorzugehen, dass in der ganzen Reihe der Wirbelthierklassen die Extremitäten- und ventralen Rumpfmuskeln aus solchen Knospen der Urwirbel hervorgehen. So berichtet CORNING, dass bei Teleostiern der 2. bis 6. Urwirbel Knospen in die Extremitätenanlage aussenden; FIELD und MAURER beschreiben bei den Amphibien Fortsätze der ventralen Myotomkante als Anlage der ventralen Rumpf- und Extremitätenmuskulatur; VAN BEMMELEN zeigt — und MOLLIER hat jüngst diese Befunde bestätigt — dass bei Eidechsen der 1. bis 5., der 6. bis 13. und 27.(28.)—31. (32.) Urwirbel Knospen aussenden, welche zur Grundlage der Zungen- und Extremitätenmuskulatur werden.

Von den folgenden Klassen sind nähere Beschreibungen und Abbildungen (eigentlich nur von menschlichen Embryonen) von KOLLMANN und KAESTNER gegeben worden. Indem sie ausdrücklich angeben, dass die Befunde bei menschlichen Embryonen sich mit denen bei Vögeln und Säugethiern decken, schildern sie übereinstimmend den Vorgang in der Art, dass aus der äußeren Lamelle

der Urwirbel an der ventralen Urwirbelkante durch rege Zellwucherung ein »bandartiger Streif« entsteht, welcher entlang dem Ektoderm der Extremität fortwachsend, das aus der Somatopleura entstandene Bindegewebe — das »axiale Blastem« — umgreift, in späteren Stadien jedoch an der Spitze der Extremität von dem letzteren durchbrochen und so in einen dorsalen und ventralen Abschnitt zerlegt wird. Aus diesem dorsalen und ventralen Theile des »embryonalen Muskelmantels« (KOLLMANN) soll sich hierauf die Streck- und Beugemuskulatur entwickeln. Wenn also auch nach dieser Darstellung eine so regelmäßige Knospenbildung wie bei Selachiern nicht statt hat, so sollen sich dennoch die ventralen Rumpf- und die Extremitätenmuskeln aus direkten Fortsätzen der Myotome, und zwar nur aus deren äußerer Lamelle, entwickeln.

Diametral steht dieser Ansicht die von PATERSON gegenüber. Er lässt wohl die Myotome bis in die Somatopleura eindringen, niemals aber sollen sie bis in die Extremität selbst eintreten; die Muskulatur soll sich vielmehr an Ort und Stelle in dem Bindegewebe der WOLFF'schen Leiste selbst entwickeln. Diese Ansicht steht in schroffem Gegensatze zu dem Befunde bei allen übrigen Wirbelthierklassen; denn nach ihr sollen sich die ventralen Rumpf- und Extremitätenmuskeln der Vögel und Säugethiere ohne Betheiligung der Urwirbel entwickeln.

Untersuchungen, die an Vogel- und Säugethierembryonen ausgeführt wurden, führten mich zu wesentlich anderen Resultaten. Die im Nachstehenden folgenden Mittheilungen beziehen sich zunächst auf die Vögel. Es wurden Hühner- und Entenembryonen untersucht; im Folgenden sind jedoch nur die Befunde bei den letzteren berücksichtigt. Ich bespreche zunächst das Verhalten der Myotome, die proximal von der vorderen Extremität liegen; dann das der Myotome im Bereiche der Extremitätenanlagen und endlich das der Myotome zwischen den beiden Extremitäten und im Schwanze. —

Was zunächst die proximal von der vorderen Extremität gelegenen Myotome betrifft, so lassen sich Fortsätze ihrer ventralen Kanten niemals nachweisen. Vielmehr findet man, dass bereits frühzeitig — schon bei Embryonen mit 21 Urwirbeln — sich Zellen von der ventralen Myotomkante loslösen (Fig. 1). Diese Ablösung erfolgt jedoch in keiner bestimmten Form, sondern es treten längs der ganzen ventralen Myotomkante Zellen aus, die in das unterhalb derselben befindliche embryonale Bindegewebe

treten; ist dies geschehen, so vermag man sie bald nicht mehr von den Zellen des letzteren zu unterscheiden. An Flächenbildern von Embryonen mit 30—34 Urvirbeln gewinnt man allerdings den Eindruck, als ob von den ventralen Kanten des vierten bis achten (inkl.) Myotoms breite Zellstränge ausgingen, und zwar in der Richtung, dass der Fortsatz des vierten nach abwärts, die Fortsätze der übrigen jedoch nach vorn gegen den vierten Kiemenbogen zu verlaufen. Da jedoch Serienschnitte solcher Stadien, außer dem beschriebenen diffusen Austritt von Zellen aus den ventralen Myotomkanten, keine besondere Abgrenzung und bestimmte Verlaufsrichtung dieser Zellmassen erkennen lassen, ist es wahrscheinlich, dass das oben beschriebene Bild nur durch die Verlaufsrichtung der Gefäße zwischen den Myotomen vorgetäuscht wird, und dass in Wirklichkeit die aus den Myotomen austretenden Zellen einfach nach abwärts in das embryonale Bindegewebe treten.

Durch diesen lebhaften Zellaustritt nun verliert die ventrale Myotomkante immer mehr und mehr ihren epithelialen Charakter. Ihre ursprünglich hohen Cylinderzellen sind im Stadium von 34 Urvirbeln nicht mehr so hoch wie die an der dorsalen Myotomkante; sie werden immer kleiner und rundlicher und im Stadium von 44 Urvirbeln vermag man eine epitheliale Kante ventral am Myotom nicht mehr zu erkennen. Die proximal von der vorderen Extremität gelegenen Myotome dieses Stadiums geben vielmehr folgendes Bild: Nur ihr dorsales Ende besteht noch aus zwei Lamellen — hier bewahren sowohl die laterale als auch die mediale Lamelle des Myotoms ihren ursprünglich epithelialen Charakter am längsten; der übrige Theil der lateralen Lamelle ist bereits vollständig zu embryonalem Bindegewebe aufgelöst, der der Muskellamelle in seiner Differenzirung begriffen, und sein ventrales Ende bildet nunmehr auch das ventrale Ende des Myotoms. An der medialen Fläche der Muskellamelle liegen die zur WOLFF'schen Leiste ziehenden Äste der Spinalnerven, und indem sie, um in die letztere zu gelangen, leicht lateralwärts und nach vorn zwischen je zwei Myotome abbiegen, ist auch das ventrale Ende der Muskellamelle des Myotoms leicht lateralwärts abgebogen. Unterhalb dieses ventralen Endes der Myotome und der um dasselbe abbiegenden Nerven befindet sich eine Zellmasse, die sowohl aus Zellen der Somatopleura als auch aus Zellen, die — wie früher beschrieben — der ventralen Myotomkante entstammen, zusammengesetzt ist. Hier entstehen später die ventralen Rumpfmuskeln: Ob nun die aus den Myotomen austreten-

den Zellen diese Muskeln selbständig bilden, oder ob sie — den aus der Somatopleura entstammenden Zellen des embryonalen Bindegewebes der WOLFF'schen Leiste vollkommen gleich werdend — in Gemeinschaft mit den letzteren sich an der Muskelbildung betheiligen, kann man nicht entscheiden. Denn die aus dem Myotom ausgetretenen Zellen sind von den umliegenden Bindegewebszellen nicht zu unterscheiden. Doch können wir, gestützt auf die Befunde bei den niederen Klassen, das Erstere vermuthen, nachweisen aber kann man es nicht.

Ich gehe nun zu den Befunden an den Myotomen im Bereiche der Extremitätenanlagen über. — Die Anlage der vorderen Extremität findet sich als flache, langgestreckte Verdickung im Bereiche des 16.—20. (inkl.) Urwirbels; diese Lage behält die Extremität auch fernerhin bei, und eben so sind die ihr entsprechenden Urwirbel stets dadurch gekennzeichnet, dass sie — im Bereiche der Extremitätenanlage noch rasch zunehmend — die breitesten des Körpers sind. CORNING berichtet, dass die bei Teleostiern an die Pectoralplatte Knospen abgebenden Urwirbel sich frühzeitig durch ihre Breite auszeichnen und fasst daher diese Breitenausdehnung als erste Anlage der Muskelknospen auf. Für die Ente möchte ich dies nicht behaupten, und zwar desshalb nicht, weil eine entsprechende Verbreiterung an den der hinteren Extremität zukommenden Urwirbeln fehlt, ja diese sogar eben so wie die hinter der vorderen Extremität gelegenen Urwirbel gleichmäßig an Breite abnehmen. Wahrscheinlicher ist es, dass diese Verbreiterung in Krümmungsverhältnissen des Embryo ihre Ursache hat.

Die Entwicklung der Extremität nun folgt dem von RABL für die Entwicklung der Selachierextremität angegebenen Schema. Wir bemerken zunächst eine mächtige Zellwucherung der Somatopleura. Bereits bei Embryonen von 15 Urwirbeln vermag man an den hinter der Herzanlage gelegenen Urwirbeln wahrzunehmen, wie sich die Zellen der Somatopleura durch rege Theilung vermehren. Im Stadium von 17 Urwirbeln findet man bereits zahlreiche Zellen zwischen Ektoderm und Somatopleura — die erste Anlage der WOLFF'schen Leiste<sup>1</sup>. Scharf gekennzeichnet tritt die letztere jedoch erst

---

<sup>1</sup> Ich bemerke, dass die Bezeichnung der seitlichen Kante der Leibeswand, innerhalb deren sich auch die Extremitäten entwickeln, mit dem Namen: WOLFF'sche Leiste (HIS) keine allgemeine ist. So bezeichnet MINOT in seinem Lehrbuche die Nephridialleiste als WOLFF'sche Leiste.



vom Stadium mit 21 Urwirbeln hervor: Durch die zahlreichen, mit der Theilungsachse senkrecht zum Ektoderm gestellten Karyokinesen ist eine Zellmasse zwischen Ektoderm und Somatopleura — und zwar vom 8. bis ungefähr zum 13. Urwirbel — entstanden, welche eine leicht halbmondförmige Ausbuchtung des Ektoderms hervorruft. Im Gegensatz zu dem Befunde bei Selachiern (RABL) sind Einfaltungen der Somatopleura gegen das Ektoderm, durch deren Beihilfe vielleicht diese Zellmasse entstehen könnte, fast gar nicht zu finden; und man muss daher die Entstehung der erwähnten Zellmasse auf die — charakteristisch gestellten — Karyokinesen zurückführen. In dieser Zellmasse erscheinen im Stadium von 23 Urwirbeln bereits zahlreiche Gefäße, und mit der fortschreitenden Entwicklung des Embryo breitet sich die WOLFF'sche Leiste immer weiter nach hinten aus. Im Stadium von 34 Urwirbeln nun lässt sich innerhalb derselben die erste Anlage der vorderen Extremität nachweisen: Indem nämlich entsprechend dem 16.—20. Urwirbel die mesodermale Zellmasse mächtiger ausgebildet ist, hebt sie das Ektoderm über das Niveau der WOLFF'schen Leiste hervor. Diese Anlage der Extremität hat eben so wie die WOLFF'sche Leiste ursprünglich auf dem Querschnitte die Form eines Halbkreises. Indem nun die Zellwucherung in der Längsachse der Extremität am stärksten statt hat, entsteht allmählich aus der halbkugeligen Form der Extremität eine dorsal und ventral leicht plattgedrückte.

Schon im nächsten Stadium (35—36 Urwirbel) vermag man an dieser Extremitätenanlage die Entwicklung der Ektodermfalte wahrzunehmen. Sie erfolgt in der Art, dass die Ektodermzellen der beiden Extremitätenflächen — die übrigens von diesem Stadium ab immer höher werden — an der Übergangsstelle der dorsalen in die ventrale Fläche der Extremität rasch an Höhe zunehmen und ihre größte Höhe etwas unterhalb der Mitte der Extremität erlangen. Diese ektodermale Verdickung findet sich jedoch nicht — wie es entsprechend der Seitenfaltentheorie der Extremitätenentwicklung zu erwarten wäre — auch in der zwischen den beiden Extremitäten befindlichen Strecke und tritt auch nicht gleichzeitig auf der ganzen Extremität auf. Sie erscheint vielmehr zuerst in deren Mitte, fehlt also am vorderen und hinteren Rande, an welchen Stellen sie noch bei Embryonen von 42 Urwirbeln nicht deutlich entwickelt ist. Im Stadium von 48 Urwirbeln (Brutzeit 4 Tage 20 Stunden) findet sich an Stelle dieser ektodermalen Verdickung eine Ektodermfalte, deren beide Lamellen eng an einander liegen.

Als drittes an der Entwicklung der Extremität sich beteiligendes Element kommen endlich die ventralen Kanten der Myotome in Betracht. Über ihr Verhalten bei Entenembryonen lässt sich Folgendes feststellen: Eben so wie von den ventralen Kanten der proximal von der vorderen Extremität gelegenen Myotome sich Zellen ablösen und in das embryonale Bindegewebe der WOLFF'schen Leiste treten, so geben auch die im Bereiche der Extremität gelegenen Myotome Zellen in das embryonale Bindegewebe der letzteren ab. Diese Abgabe von Zellen erfolgt hier in besonders reichem Maße, so dass man an Flächenbildern — gewonnen durch Abtragung der seitlichen Leibeswand sammt der Extremitätenanlage — die ventralen Kanten der Myotome pinselförmig sich auffasern sieht. An Schnittserien sieht man, wie sich sowohl von der ventralen Myotomkante selbst als auch von der äußeren Lamelle derselben Zellen ablösen, und zwar theils einzeln, theils in kleinen Gruppen zu zweien oder dreien, um sich theils mehr gegen das Ektoderm, theils mehr gegen die Somatopleura zu wenden. An manchen Stellen sieht man an demselben Schnitte (bei *l* und *m* Fig. 2) auch zwei solcher Zellgruppen vom Myotom abgehen, die eine mehr lateral, die andere mehr medial gelegen. Diese Zellgruppen zeigen verschiedene Länge und Form; meist langgestreckt oder gabelig getheilt, zeigen sie oft auch ein kolbig verdicktes Ende. Aus diesen Zellgruppen lösen sich alsbald die Zellen ab, treten in das embryonale Bindegewebe, um hier sofort ihre Epithelform zu verlieren. Sie sind hierauf von den Zellen des sie umgebenden Gewebes nicht mehr zu unterscheiden.

Durch diese reichliche Abgabe von Zellen wird die ventrale Myotomkante immer weniger deutlich epithelial: Entenembryonen von 30—38 Urwirbeln zeigen, wie die Epithelzellen immer niedriger und kugelig werden; endlich schwinden sie und vom Stadium mit 48 Urwirbeln ist ventralwärts nur noch die mediale in Differenzirung begriffene Lamelle vorhanden. Aber dieser Process vollzieht sich zeitlich ungleich in der Extremität: Während bei Embryonen von 44 Urwirbeln die ventralen Enden der proximalen Myotome in der eben beschriebenen Weise verändert sind, zeigen die caudal gelegenen Myotome noch eine ventrale epitheliale Kante. Diese selbst zeigt, je weiter wir in der Extremität nach hinten gehen, immer deutlicher einen Fortsatz in Form eines schmalen Schlauches auf (Fig. 3 *mf*). Von diesem Myotomfortsatz, der gegen das Myotom leicht abgelenkt ist, gehen Zellen und Zellgruppen in eben derselben Weise ab, wie dies früher angegeben wurde. Dadurch aber wird sein Epithel

immer undeutlicher. Im Stadium von 48 Urwirbeln ist dieser Fortsatz fast ganz aufgelöst; an seiner Stelle ist das Gewebe nur noch etwas dichter.

Zusammenfassend können wir also sagen, dass sich bei der Entwicklung der Extremität unterscheiden lässt: Eine Wucherung der Somatopleura, die Ausbildung der ektodermalen Falte und der Austritt von Zellen — theils einzeln, theils in kleinen Gruppen — aus der ventralen Myotomkante oder aus einem Fortsatze derselben. Nirgends dagegen lässt sich nachweisen, dass bei der Ente die äußere Myotomlamelle zu einer Muskelknospe in die Extremität und über diese hinaus in die Bauchwand auswächst, wie dies KOLLMANN vom Menschen behauptet und KAESTNER, KOLLMANN sich anschließend, als allgemein für Amnioten zutreffend bezeichnet. Diese Behauptung erklärt sich vielmehr in folgender Weise:

Untersucht man — nach KOLLMANN's Angabe — ältere Stadien mit schwacher Vergrößerung ( $\times 40$ — $60$ mal), so kann man an dem embryonalen Bindegewebe der Extremität und der WOLFF'schen Leiste zwei Zonen unterscheiden (Fig. 4 *a* und *p*): Eine der Somatopleura anliegende lockere, von zahlreichen Gefäßen durchsetzte (*a*), und eine dichtere, dem Ektoderm anliegende (*p*); diese letztere erstreckt sich, ungefähr an der ventralen Myotomkante beginnend und parallel mit der dorsalen und ventralen Fläche der Extremität verlaufend, bis unter die Extremität in die seitliche Bauchwand; ihre größte Dichte erreicht sie an der ventralen Fläche der Extremität. Wenn aber KOLLMANN in seiner Fig. 15 (von einem menschlichen Embryo) die Grenze dieser dichteren Zellschicht gegen die lockere Zone, das sogenannte »axiale Blastem«, besonders im dorsalen Abschnitte, scharf markirt, wenn ferner diese dichtere Zellmasse als »Muskelknospe« oder »Myotom«, entstanden aus einer Verbreiterung der äußeren Myotomlamelle, bezeichnet wird, so entspricht dies nicht den thatsächlichen Verhältnissen, und zwar aus folgenden Gründen: Einmal besteht gar keine scharfe Grenze zwischen dem sogenannten axialen Blastem und der peripherischen, dichteren Zellmasse; beide gehen vielmehr — wie aus Fig. 4 und 8 (letztere von einem menschlichen Embryo) ersichtlich — kontinuierlich in einander über. Gegen den Zusammenhang und die Entstehung dieser Zellmasse aus der äußeren Myotomlamelle aber sprechen der Befund bei stärkerer Vergrößerung und endlich ihre Entwicklung.

Den ersteren Umstand betreffend, vermag man bei stärkerer



Vergrößerung nur nachzuweisen, dass — wie früher gezeigt wurde — einzelne Zellen aus dem Myotom austreten, dieses aber sonst überall scharf gegen die erwähnte Zellmasse abgegrenzt ist (Fig. 2, 3, 4). In jenen späteren Stadien, in welchen die ventrale Myotomkante nicht mehr epithelial ist (48 Urwirbel), ist die äußere Lamelle überhaupt — bis auf einen kleinen Rest an der dorsalen Myotomkante — als Epithel nicht mehr vorhanden, vielmehr vollständig in das Gewebe der Cutis aufgelöst, und selbst in diesen Stadien besteht zwischen dem embryonalen Bindegewebe der späteren Cutis und dieser Zellmasse noch immer eine scharfe Trennungsgrenze<sup>1</sup>; erst bei Embryonen vom Ende des 4. Tages gehen beide Zellmassen allmählich in einander über.

Noch mehr spricht aber gegen die Ansicht KOLLMANN's die Entwicklung dieser peripherischen Zellmasse. Nach ihrer Deutung von Seite KOLLMANN's müssten wir erwarten, das allmähliche Auswachsen dieses »embryonalen Muskelmantels« vom Myotom in die Extremitäten und in die WOLFF'sche Leiste verfolgen zu können; dieser »Muskelmantel« müsste also zuerst dorsal in der Extremität als Fortsatz des Myotoms auftreten, um langsam immer mehr und mehr ventralwärts zu rücken. Aber es ist gerade das Gegentheil der Fall: Embryonen von 31 Urwirbeln lassen in der WOLFF'schen Leiste (und solche von 36 Urwirbeln in der Extremitätenanlage) die erste Andeutung einer Scheidung ihrer embryonalen Bindegewebsmasse in eine axiale lockere und peripherische dichte Zellmasse nicht dorsal, sondern ventral, also ohne Zusammenhang mit dem Myotom, erkennen (Fig. 5), und die weitere Ausbreitung dieser Ver-

---

<sup>1</sup> Ich möchte mich an dieser Stelle gegen die Behauptung KAESTNER's wenden, dass sich dem aus der äußeren Myotomlamelle entstammenden Bindegewebe der Cutis Zellen aus der Somatopleura beimischen, die zwischen Ektoderm und Myotom dorsalwärts »sich heraufschieben«. Gegen ein solches Verhalten spricht (wie die Fig. 2, 3 und 4 zeigen) die noch in späten Stadien scharfe Abgrenzung der Zellen der Somatopleura und des dermalen Bindegewebes. Sind aber (am Ende des 4. Tages) beide Zellschichten einander ganz nahe gerückt, so kann ein »Heraufschieben« überhaupt gar nicht nachzuweisen möglich sein. Eben so wenig wie also ein solches Verhalten für Vögel und Säugethiere zutrifft, findet es sich auch nicht bei *Lacerta*, wie ich aus MOLLIER ersehe. Denn dieser sagt, »dass es geradezu auffallend ist, wie die dicht gestellten Zellen des Extremitätenzapfens nach außen von dem Myotomspross genau an der Abgangsstelle des Ektoderms auf die Extremitätenanlage wie abgesperrt Halt machen, und nicht in den Raum zwischen lateraler Myotomlamelle und Ektoderm dorsal vordringen«.



dichtung des Gewebes erfolgt in dorsaler, nicht in rein ventraler Richtung. Diese dichte peripherische Zellmasse als Muskelknospe des Myotoms zu deuten, ist daher unzulässig. Sie ist vielmehr auf eine rege Wucherung der aus der Somatopleura hervorgegangenen Zellen — dafür sprechen die zahlreichen und charakteristisch (nämlich fast durchwegs senkrecht und nicht, wie es nach KOLLMANN sein müsste, parallel zum Ektoderm) gestellten Karyokinesen — und darauf zurückzuführen, dass sich dieser an sich schon dichten Zellmasse noch zahlreiche Zellen aus den Myotomen beimischen. Sie ist keine aus dem Myotom herausgewachsene Muskelknospe<sup>1</sup>, sie ist vielmehr ein Gemisch von aus der Somatopleura und aus dem Myotom hervorgegangenen Zellen.

Übergehend zur hinteren Extremität, berichte ich zunächst, dass ihre Anlage zwischen dem 30.—35. Urvirbel gelegen ist. Abgesehen von sehr geringen zeitlichen Unterschieden, erfolgt ihre Entwicklung in derselben Weise wie die der vorderen Extremität: Wucherung der Somatopleura leitet sie ein, es folgt die Ausbildung der ektodermalen Verdickung — wiederum zuerst in der Mitte, und im Vergleiche mit der vorderen Extremität fast schneller sich zur ektodermalen Falte entwickelnd — und frühzeitiger Austritt von Zellen aus den viel länger epithelial bleibenden und keinen Fortsatz aufweisenden Myotomkanten. Die Scheidung des embryonalen Bindegewebes in eine axiale, lockere und eine peripherische, dichtere Zellmasse findet sich auch hier vor. Aber die axiale Schicht ist nicht so locker gebaut und weniger ausgebreitet als wie an der vorderen Extremität, ein Umstand, der sich aus der

---

<sup>1</sup> KAESTNER gibt zu, dass es schwer sei, die Ausbreitung der »Muskelknospe« zu verfolgen; »immerhin liegen die Muskelbildungszellen dichter gedrängt als die Bindegewebszellen, und man ist bei einiger Übung im Stande, ihre Ausbreitung zu verfolgen«. Da aber die Zellen, sobald sie das Myotom verlassen haben, sofort ihren epithelialen Charakter verlieren und — wie KAESTNER selbst zugiebt — keinerlei histologisch charakteristisches Moment gegenüber den sie umgebenden Bindegewebszellen haben, scheint es mir, dass man auch keine »Muskelbildungszellen« sehen, noch weniger mit irgend welcher »Übung« durch nichts charakterisierte Zellen in ihrer Ausbreitung verfolgen kann.

Wenn KAESTNER ferner als »indirekten Beweis« für das Eindringen der ventralen Myotomfortsätze in die Extremität den Umstand geltend macht, dass die letzteren im Bereiche der Extremitätenanlage in der Bauchwand fehlen, so erklärt sich dies einfach aus dem Umstande, dass im Bereiche der Extremitätenanlagen die Bauchwand natürlich viel tiefer beginnt; überall aber — sowohl im Bereiche der Extremitäten als außerhalb derselben — reichen die Urvirbel gleich tief.

sichtbar viel reichlicher erfolgenden Wucherung der Somatopleura erklärt. Wäre hier die peripherische, dichtere Zellmasse eine Fortsetzung der Myotome, so müsste man fast die ganze Extremität als von ihr erfüllt erklären. Aber dagegen spricht die ganz besonders scharfe Abgrenzung der Myotomkante, die übrigens auch noch lange Zeit hindurch hohe Epithelzellen besitzt, wenn schon die ganze Extremität von der »Muskelknospe« KOLLMANN's umsäumt wird.

Schreitet man in der Untersuchung der weiteren Entwicklung der Extremitäten fort — ich habe die Entwicklung bis zur Mitte des 7. Tages verfolgt — so findet man die der ventralen Fläche der Extremitäten anliegende Zellmasse immer mächtiger und besonders dort, wo die ventrale Fläche der Extremität sich von der seitlichen Bauchwand in scharfem Bogen absetzt, ist sie ganz besonders dicht (vgl. auch Fig. 4). Dagegen schwindet in Folge reichlicher Zellwucherung in der Mitte der Extremität der Gegensatz zwischen dem »axialen Blastem« und der peripherischen Zellmasse in demselben Maße, als sich die Extremität streckt. Aus demselben Grunde schwindet dieser Gegensatz auch an der Spitze der Extremitäten, und es wird daher keineswegs — wie KOLLMANN behauptet — ein »embryonaler Muskelmantel« hier von dem »axialen Blastem« durchbrochen und in einen dorsalen und ventralen Abschnitt zerlegt.

Der medialen Lamelle der Myotome entlang verlaufend, gelangen die Nerven der Extremitäten zwischen den dorsalen und ventralen Abschnitt der dichten Zellmasse, theilen sich in dorsale und ventrale Äste, von welchen die letzteren die mächtigeren sind. In diesem Theilungswinkel tritt zuerst prächondrales Gewebe als erste Anlage des Extremitätenskelettes auf. Am 7. Tage findet man im proximalen Theile der Extremität bereits deutlich entwickelte Muskelfasern, im distalen Theile beginnt erst ihre Differenzirung.

Die ersten Muskelfasern nun entstehen in jener peripherischen Zellmasse, an deren Bildung sich sowohl Zellen der Somatopleura als auch der Myotomkanten betheiligen. Es wäre gewiss von allgemeinem Interesse nachzuweisen, in welcher Weise sich diese beiden Zellarten an der Bildung der Muskeln betheiligen. Aber dies ist wohl unmöglich. Denn, da die einmal aus den Myotomen ausgetretenen Zellen sich durch kein besonderes Merkmal von den Zellen der Somatopleura unterscheiden lassen, ist es auch unmöglich, ihre weitere Differenzirung zu verfolgen — höchstens wenn es einmal gelingen sollte, sie tinktoriell zu sondern.

Vermuthen allerdings können wir, — im Rückblick auf die Selachier, — dass die aus den Myotomen stammenden Zellen nur Muskelfasern bilden; die Zellen der Somatopleura würden dann die übrigen Elemente des Muskels (Fascien, Sehnen etc.) liefern; doch wäre es eben so gut möglich, dass die aus den Myotomen stammenden Zellen sich nach zwei Richtungen hin differenzirten: zu Muskelfasern und zu Bindegewebszellen.

Es erübrigt noch das Verhalten der zwischen den beiden Extremitätenanlagen und der im Schwanze gelegenen Myotome zu besprechen. Während die letzteren noch in späteren Stadien eine rein epitheliale Kante aufweisen, aus welcher sich wiederum einzelne Zellen ablösen, um in dem unterliegenden embryonalen Bindegewebe zu verschwinden, zeigen die zwischen den Extremitätenanlagen befindlichen Myotome folgendes Verhalten:

Wie bereits im caudalen Abschnitte der vorderen Extremität (Fig. 3), sind auch die Myotome, die hinter der letzteren liegen, an ihrer ventralen Kante mit einem epithelialen, gegen den übrigen Theil des Myotoms leicht abgeknickten, schlauchförmigen Fortsatze versehen. An dem ventralen Ende desselben sieht man nun bei Embryonen von 44—46 Urvirbeln stellenweise aus drei oder mehreren Zellen bestehende Knospen aufsitzen, welche nach verschiedenen Richtungen gestellt sind. Da man (Fig. 6 *zkn*) diese Zellknospen einmal fast mit einem förmlichen Stiele mit dem Myotomfortsatz in Verbindung sieht, und ferner auch (Fig. 7 *zkn*) unter der ventralen Myotomkante zahlreiche, aus zwei bis sechs Zellen bestehende, isolirt im Bindegewebe liegende rundliche Zellgruppen findet, so kann man schließen, dass von den Myotomen zwischen den Extremitätenanlagen sich gestielte Zellknospen ablösen und in das darunter gelegene embryonale Bindegewebe treten. Da in späteren Stadien von diesen Knospen nichts nachzuweisen ist, sie also sich auflösen und mit dem embryonalen Bindegewebe vermischen, ist man auch außer Stande, ihr endgültiges Schicksal anzugeben und es ist daher unentschieden, ob sie die ventralen Rumpfmuskeln dieser Region bilden helfen, oder ob sie den Abortivknospen der Selachier zu vergleichen sind.

Auch in dieser Region aber vermag man das Auswachsen einer »Muskelknospe« im Sinne KOLLMANN's nicht zu konstatiren. Vielmehr findet man im Stadium von 45 Urvirbeln bei rein epithelialer ventraler Myotomkante die erste Spur einer Verdichtung wiederum zuerst im ventralen Abschnitte der WOLFF'schen Leiste und völlig



getrennt vom Myotom. Dieser Stelle entsprechend zeigt aber die Somatopleura eine rege Zellwucherung.

Am 6. Tage findet man hierauf an jener Stelle, an welcher in früheren Stadien der Myotomfortsatz und die von ihm abgelösten Zellknospen lagen, ein dichtes Gewebe: Hier entwickelt sich die ventrale Rumpfmuskulatur.

Die wesentlichen Resultate zusammenfassend, ergibt sich, dass bei den Vögeln in die aus der Wucherung der Somatopleura entstandene Bindegewebsmasse der WOLFF'schen Leiste und der Extremitätenanlage — nachdem bei der letzteren auch noch die ektodermale Seitenfalte sich entwickelt hat — Zellen aus dem Myotom treten, und zwar niemals in Form einer breiten Bandmasse, sondern diffus aus der ganzen ventralen Myotomkante, theils einzeln, theils in kleinen Gruppen, im Bereiche der zwischen den Extremitäten liegenden Strecke auch in Form kleiner Knospen. Die auf diese Weise von den Myotomen abgelösten Zellen vermischen sich innig mit den Zellen des embryonalen Bindegewebes der WOLFF'schen Leiste und der Extremitäten, welches letztere entsprechend dem ektodermalen Überzuge derselben — und zwar ventral früher — viel dichter angeordnet ist als in deren Achse. Da die Zellen aus den Myotomen vorwiegend in zwei Richtungen — lateral gegen die dorsale und medial gegen die ventrale Fläche der Extremität — austreten und sich in das an und für sich schon dichtere embryonale Bindegewebe dieser Stellen einfügen, entsteht längs der dorsalen Wand der Extremität sowohl als auch längs der ventralen — an der letzteren insbesondere an der Umbiegungsstelle in die seitliche Bauchwand — eine dichte Zellmasse. In dieser entwickeln sich später die ersten Muskelfasern. Aus dem Befunde bei den niederen Klassen, insbesondere mit Rücksicht darauf, dass nach MOLLIER bei *Lacerta* die Muskelfasern ebenfalls aus einer dichten, von der Somatopleura nicht unterscheidbaren, aus der Auflösung der Muskelknospen entstandenen Zellmasse entstehen, dürfen wir vielleicht vermuthen, dass die den Myotomen entstammenden Zellen und Zellgruppen die kontraktile, die aus der Somatopleura entstandenen aber die bindegewebigen Elemente der Extremitäten und des ventralen Rumpfabschnittes liefern.

Da sich die vorstehenden Mittheilungen nur auf die Ente beziehen, wäre es — trotzdem KAESTNER und KOLLMANN die Gleichheit der Entwicklung bei Vögeln und Säugern betonen — ja immerhin möglich, dass sich dennoch die von KOLLMANN beschriebene Entwicklung nur bei Säugern und speciell beim Menschen vorfinde.



Ich gestehe, dass mir dies sehr unwahrscheinlich erschien, nachdem eine genauere Untersuchung mich bei der Ente, trotz der scheinbaren Richtigkeit der Darstellung von KOLLMANN und KAESTNER, zu wesentlich anderen Resultaten geführt hatte. Da mir Herr Prof. RABL seine eigenen Serien vom Kaninchen und Menschen zur Untersuchung überließ, habe ich mich überzeugen können, dass wirklich — gemäß den Angaben KOLLMANN'S und KAESTNER'S — die Entwicklung der ventralen Rumpf- und Extremitätenmuskeln bei den Säugern eben so wie bei den Vögeln erfolgt — allerdings aber nicht, wie KOLLMANN und KAESTNER angeben, in Form einer Knospenbildung, sondern in derselben Weise, wie es von der Ente näher beschrieben wurde. Da eine nähere Schilderung nur eine Wiederholung des Früheren wäre, will ich nur kurz das Wesentliche hervorheben.

Zunächst der Befund bei Kaninchenembryonen, und zwar hinsichtlich der proximal von der vorderen Extremität gelegenen Myotome.

Bei Embryonen, bei welchen das Gehörbläschen — bis auf einen schwachen Verbindungsstrang — vom Ektoderm abgelöst ist, eine primäre Augenblase, aber noch keine Linsenanlage vorhanden ist, sieht man aus der ventralen Myotomkante wiederum in diffuser Weise Zellen austreten; bei Embryonen, bei welchen das Gehörbläschen bereits völlig abgelöst, eine sekundäre Augenblase vorhanden und die Linsengrube nur in der Mitte offen ist, ist nur noch die dorsale Myotomkante epithelial, die äußere Lamelle und die ventrale Kante sind dagegen völlig aufgelöst; an Stelle der letzteren befindet sich ein dichtes embryonales Gewebe. Auch hier also löst sich wie bei der Ente die ventrale Myotomkante auf, ohne eine »Muskelknospe« abzugeben. Das verdichtete Gewebe, das KOLLMANN als solche deutet, beginnt vielmehr auch hier wiederum zuerst ventral in der WOLFF'schen Leiste, also unabhängig vom Myotom, sich zu entwickeln, und zwar durch einen regen Zelltheilungsprocess der Somatopleura. Der Gegensatz zwischen lockerem axialen und dichtem peripherischen Gewebe ist übrigens beim Kaninchen weniger deutlich ausgesprochen als bei der Ente.

Eben so wenig vermag man in den Extremitätenanlagen ein Eindringen von Muskelknospen aus den Myotomen nachzuweisen. Auch hier beobachtet man nur den Austritt von Zellen in das embryonale Bindegewebe; dieses letztere ist ferner durchaus nicht allein längs der dorsalen und ventralen Extremitätenfläche dicht angehäuft: Die

Anhäufung ist vielmehr eine in der ganzen Extremität weit gleichmäßigere und die Scheidung in eine axiale und periphere Schicht wenig ausgesprochen.

Was die Verhältnisse bei menschlichen Embryonen betrifft, so brauche ich wohl nur auf Fig. 8 — ein Querschnitt durch die hintere Extremität eines Embryo vom Ende der vierten Woche — zu verweisen: Eine aus der äußeren Myotomlamelle auswachsende »Muskelknospe« lässt sich nicht nachweisen. Wohl ist wiederum das Gewebe axial locker, peripher dicht — aber beide diese Schichten sind wiederum — wie bei der Ente und beim Kaninchen — nicht scharf von einander gesondert, sondern gehen ganz allmählich in einander über.

Eben so wenig wie bei den Vögeln findet sich daher auch bei den Säugern eine Muskelknospe an den Myotomen. Die Entwicklung der ventralen Rumpf- und Extremitätenmuskulatur erfolgt bei beiden Klassen aus einer dichten Zellmasse, in welche Elemente der Somatopleura und der ventralen Myotomkante eingehen. Mit Sicherheit lässt sich keine dieser Zellarten in ihrer weiteren Differenzirung verfolgen, da die aus den Myotomen stammenden Zellen — in das embryonale Bindegewebe der Somatopleura eingetreten — alsbald ihren epithelialen Charakter verlieren und sich durch nichts von den embryonalen Bindegewebszellen unterscheiden lassen. Doch können wir vermuthen, dass es diese den Myotomen entstammenden Zellen sind, welche die ventrale Rumpf- und Extremitätenmuskulatur liefern, und zwar sprechen hierfür drei Gründe: Einmal die Entwicklung dieser Muskeln aus Fortsätzen der Urwirbel bei Selachiern, Teleostiern, Amphibien und Reptilien; ferner der Umstand, dass nach VAN BEMMELEN und MOLLIER die Muskelknospen der Urwirbel bei *Lacerta*, bevor sie zu Muskeln werden, eine dichte, von der Somatopleura schwer unterscheidbare Zellmasse bilden; endlich die metamerische Anordnung dieser Muskeln, wie sie von GOODSIR, PATERSON und BOLK dargethan wurde. —

Wenn also auch die Auswanderung von Zellen aus den Myotomen feststeht und die Differenzirung dieser Zellen zu Muskeln mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit vermuthet werden kann, so ist man doch in keiner Weise berechtigt, den Austritt dieser Zellen als in bestimmter Form (»Muskelknospen«), als Auswuchs der äußeren Myotomlamelle, erfolgend zu beschreiben und noch viel weniger diesen Vorgang als den allgemeinen Typus der Entwicklung der ventralen Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur hinzustellen. Bei

Vögeln und Säugethieren giebt es vielmehr überhaupt gar keine »Muskelknospen«. Was als solche beschrieben wurde, ist ein Gemisch von Zellen, die theils aus der Somatopleura, theils aus den Myotomen stammen. »Muskelbildungszellen« lassen sich eben so wenig in diesem Zellgemische unterscheiden, denn alle Zellen der peripherischen Zellmasse der WOLFF'schen und Extremitätenleiste sehen einander völlig gleich. Wir können nur konstatiren, dass in dem peripherischen Zellgemische die Muskeln sich entwickeln und — aus den früher angeführten Gründen — diese Entwicklung auf die den Myotomen entstammenden Zellen zurückführen.

In Bezug auf die allgemeine Differenzirung der Myotome in der Reihe der Wirbelthiere lässt sich hiernach Folgendes sagen: Die Differenzirung der ventralen Myotomkante erfolgt bei den Selachiern, Teleostiern, Amphibien und Reptilien in einer bestimmten Form — in Gestalt der sogenannten Muskelknospen; bei den Vögeln und Säugethieren dagegen findet ein diffuser Austritt von Zellen aus der ganzen ventralen Myotomkante statt.

Die allgemeine Entwicklung der Skelettmuskulatur erfolgt bei den Wirbelthieren in folgender Weise: Die primäre oder dorsale Rumpfmuskulatur entwickelt sich bei allen Klassen aus der medialen Myotomlamelle; die ventrale Rumpf- und die Extremitätenmuskulatur dagegen entwickelt sich in anderer Weise. Während sie bei den Selachiern, Teleostiern, Amphibien und Reptilien aus Fortsätzen der ventralen Myotomkanten, den sog. Muskelknospen, entsteht, entwickelt sie sich bei Vögeln und Säugethieren in der peripherischen, dichten Zellmasse der WOLFF'schen, beziehungsweise der Extremitätenleiste, welche keine Muskelknospe, sondern vielmehr ein Gemisch von Zellen der Somatopleura und Zellen, die den Myotomen entstammen, darstellt. Nur mit Rücksicht auf die Befunde bei den niederen Wirbelthierklassen, insbesondere bei den Selachiern, auf die metamerische Anordnung der Muskulatur, auf die Entwicklung bei Amphibien (FIELD) können wir vermuthen, dass die den Myotomen entstammenden Zellen auch die Muskelbildungszellen sind.

### Nachtrag.

Während des Druckes dieser Arbeit erschien der Vortrag CORNING's auf dem Anatomenkongresse in Basel: »Über die Entwicklung der Zungenmuskulatur bei Reptilien«<sup>1</sup>. CORNING theilt in demselben mit, dass er seine früheren Angaben über die Entwicklung der Extremitätenmuskeln bei Teleostiern wesentlich modificiren und sich den Mittheilungen HARRISON's<sup>2</sup> anschließen müsse. Eben so bestreitet er die Angaben VAN BEMMELEN's und MOLLIER's, denen zufolge die Muskelknospen bei *Lacerta* Extremitätenmuskeln liefern sollen. Weder bei Teleostiern noch bei Reptilien sollen diese Knospen in Beziehung zur Extremitätenmuskulatur stehen, sondern vielmehr theils die Hypoglossus-, theils die Bauchmuskulatur liefern.

In der ganzen Reihe der Wirbelthiere sind es also nur die Selachier, bei denen Rumpf- und Extremitätenmuskeln aus regelmäßigen Muskelknospen der Urwirbel entstehen. Diese Muskelknospen finden sich dann nur noch bei Teleostiern, Amphibien und Reptilien, lassen aber nur mehr die Hypoglossus- und Bauchmuskulatur aus sich hervorgehen. Die Entwicklung der Extremitätenmuskeln bei diesen drei Klassen erfordert noch eine eingehendere Untersuchung. Erfolgt sie, wie dies schon BOYER<sup>3</sup> für die Teleostier angegeben hat, durch Abgabe einzelner Zellen von Seite der Myotome in die Extremitätenanlagen, so wären damit dieselben Verhältnisse, wie sie bei Vögeln und Säugethieren vorliegen, gegeben.

<sup>1</sup> Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der IX. Versammlung in Basel. 1895. pag. 165—175.

<sup>2</sup> HARRISON, The development of the fins of Teleosts. The Johns Hopkins University Circular, May 1894, No. III (citirt nach CORNING).

<sup>3</sup> BOYER, The mesoderm in Teleosts etc. Bull. Mus. comp. Zoology, Harvard College. 1892.



## Literaturverzeichnis.

- 1) BALFOUR, A monograph of the development of elasmobranch fishes. 1878.
- 2) ——— Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von VETTER. Jena 1881.
- 3) VAN BEMMELEN, Über die Herkunft der Extremitäten- und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. *Anatom. Anzeiger*. Bd. IV. 1889.
- 4) BOLK, Beziehungen zwischen Skelet, Muskulatur und Nerven der Extremitäten etc. *Morphol. Jahrbuch*. Bd. XXI. 1894.
- 5) ——— Rekonstruktion der Segmentirung der Gliedmaßenmuskulatur etc. *Morphol. Jahrbuch*. Bd. XXII. 1895.
- 6) CORNING, Über die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. *Morphol. Jahrbuch*. Bd. XXII. 1894.
- 7) DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheilungen der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. VI. 1884.
- 8) FIELD, Die Vornierenkapsel, ventrale Muskulatur und Extremitätenanlagen bei Amphibien. *Anatom. Anzeiger*. Bd. IX. 1894.
- 9) GOODSIR, On the Morphological Constitution of Limbs. *The Edinburgh New Philosoph. Journal*. Vol. V. 1857.
- 10) KAESTNER, Über die Bildung von animalen Muskelfasern aus dem Urwirbel. *Archiv für Anatomie und Physiologie*. *Anatom. Abth.* 1890.
- 11) ——— Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskeln bei Wirbelthieren. *Archiv für Anatomie und Physiologie*. *Anatom. Abth.* 1892.
- 12) KOLLMANN, Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. *Archiv für Anatomie und Physiologie*. *Anatom. Abth.* 1891.
- 13) MAURER, Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien etc. *Morphol. Jahrbuch*. Bd. XVIII. 1891.
- 14) ——— Die Entwicklung des Bindegewebes bei *Siredon pisciformis* und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. *Morphol. Jahrbuch*. Bd. XVIII. 1891.
- 15) ——— Die ventralen Rumpfmuskeln der anuren Amphibien. *Morphol. Jahrbuch*. Bd. XXII. 1894.
- 16) MOLLIER, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. *Anatom. Hefte*. Bd. VIII. 1893.
- 17) ——— Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. II. Das Cheiropterygium. *Anatom. Hefte*. Bd. XVI. 1895.
- 18) PATERSON, On the Fate of the Muscle Plate and the Development of the Spinal Nerves and Limb Plexuses in Birds and Mammals. *Quart. Journ. of Micr. Scienc.* Vol. XXVIII. 1888.
- 19) ——— The position of the Mammalian Limb etc. *Journal of Anatomy and Physiology*. 1889.
- 20) RABL, Theorie des Mesoderms. (Fortsetzung.) *Morphol. Jahrbuch*. Bd. XIX. 1892.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXVIII.

#### Gemeinsame Bezeichnungen:

<i>ao</i> Aorta,	<i>gsp</i> Ganglion spinale,
<i>ch</i> Chorda dorsalis,	<i>lh</i> Leibeshöhle,
<i>cl</i> Cutislamelle,	<i>med</i> Medullarrohr,
<i>cp</i> Vena cardinalis posterior,	<i>ml</i> Muskellamelle des Myotoms,
<i>d</i> Darm,	<i>om</i> Vena omphalo-mesenterica,
<i>dmk</i> dorsale Myotomkante,	<i>vmk</i> ventrale Myotomkante.
<i>dW</i> WOLFF'scher Gang,	

- Fig. 1. Querschnitt durch einen Entenembryo von 25 Urwirbeln. Vergr. 185.  
Fig. 2. Querschnitt im Bereiche der vorderen Extremität durch einen Entenembryo von 42 Urwirbeln. Vergr. 90.  
Fig. 3. Querschnitt in der Gegend des hintersten Abschnittes der vorderen Extremität von einem Entenembryo von ca. 42 Urwirbeln. Vergr. 90.  
*mf* Myotomfortsatz.  
Fig. 4. Querschnitt durch einen Entenembryo von ca. 42 Urwirbeln in der Höhe der vorderen Extremität. Vergr. 60. *a* lockere, axiale, *p* dichte, peripherische Zellmasse.  
Fig. 5. Querschnitt durch einen Entenembryo von 36 Urwirbeln. Vergr. 90.  
Fig. 6. Querschnitt durch einen Entenembryo von ca. 45 Urwirbeln in der Gegend zwischen vorderer und hinterer Extremität. Vergr. 185. *zkn* Zellknospe.  
Fig. 7. Querschnitt von demselben Embryo und in der gleichen Gegend (sechs Schnitte vorher). Vergr. 90. *zkn* Zellknospe. Schnittdicke 0,01 mm.  
Fig. 8. Querschnitt durch einen menschlichen Embryo vom Ende der vierten Woche im Bereiche der hinteren Extremität. Vergr. 60. *a* und *p* wie bei Fig. 4.

# Über die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung.

Von

**Dr. J. C. H. de Meijere,**

Assistent am zoologischen Institut zu Amsterdam.

---

Mit 20 Figuren im Text.

---

Die unerwarteten Ergebnisse, welche ich vor Kurzem bei der Untersuchung der Anordnung der Säugethierhaare erhielt, machten bei mir den Wunsch rege, zu erforschen, ob sich vielleicht auch bei den Vögeln ähnliche Verhältnisse nachweisen lassen würden. Wohl hat man den Federn bisher mehr Beachtung gewidmet als der Bekleidung der Säuger, und hat sich namentlich NITZSCH bei der Begründung der Lehre von den Rainen und Fluren große Verdienste erworben, doch zeigt ein Blick in die einschlägige Litteratur klar, dass die specielle Anordnung der Federn stets nur stiefmütterlich behandelt wurde. Auch über das gegenseitige Verhalten der verschiedenen Federsorten herrscht eben so wenig Übereinstimmung wie über ihre Definitionen; und gerade in dieser Hinsicht erscheint noch Manches gekünstelt. Als Hauptformen der Federn werden nach den meisten Autoren unterschieden: Embryonaldunen, Kontourfedern, Halbdunen, Dunen und Haar- oder Fadenfedern. Einige Autoren zählen die Halbdunen nicht als besondere Form, da sie nur eine Zwischenstufe darstellen. Über die Federn der Ratiten lauten die Urtheile sehr verschieden; weil ihnen die Häkchen abgehen, betrachtet DAMES sie als Dunenfedern, dagegen rechnet NITZSCH sie wegen ihres starken Schaftes zu den Kontourfedern, während er sie an einer anderen Stelle seiner Pterylographie als Zwischenstufe

auffasst; und so giebt es noch mehrere andere Fälle<sup>1</sup>. In der Frage, ob die Kontour- oder die Dunenfedern primitiver sind, wird vielfach kein bestimmtes Urtheil abgegeben, oder es wird die letztere Auffassung als zweifellos richtig hingestellt mit der Begründung, dass doch auch das Embryonalkleid aus dunenartigen Federn zusammengesetzt sei, womit dann zugleich angenommen wird, dass diese primitive Gebilde seien, ein Punkt, der doch auch wieder fraglich erscheinen muss.

Über die Fadenfedern wird meistens nur sehr wenig gesprochen. So weiß z. B. auch GADOW<sup>2</sup> nichts besseres zu thun, als NITZSCH' Beschreibung vom Jahre 1840 wörtlich zu übernehmen. Auch die Abgrenzung dieser Sorte erfolgt in sehr verschiedener Weise: so rechnet CLAUS auch die Vibrissen am Mundwinkel hierher, welche von Anderen als Kontourfedern aufgefasst werden. Es leuchtet ein, dass dergleichen Differenzen der Ansichten fortbestehen werden, so lange nicht durch erneute Untersuchungen die Unterscheidung der Federsorten auf sichere, mehr in der Natur begründete Kennzeichen basirt wird. Dazu möge meine Abhandlung einen Beitrag liefern.

Den Schwerpunkt habe ich bei der vorliegenden Arbeit auf die Untersuchung der erwähnten Fadenfedern gelegt. Es ist allgemein bekannt, dass ein gerupfter Vogel an Stellen, welche mit Kontourfedern besetzt waren, Gebilde zeigt, welche von den Laien wegen ihrer Form oft Haare genannt werden. Diese langen, am Ende mit einer kleinen Fahne versehenen Federn sind die Fadenfedern NITZSCH'. Doch hat mir die genauere Untersuchung gelehrt, dass Federn, welche offenbar derselben Sorte zugehören, weder in der Form noch in der Anordnung der Beschreibung NITZSCH' zu entsprechen brauchen, und dass im Allgemeinen diesen Federn eine viel größere Bedeutung zukommt, als man nach den Mittheilungen dieses Autors vermuthen sollte.

Zunächst ist ihre Form von Interesse. Gehen wir aus von der am längsten bekannten, von NITZSCH besprochenen Form von Fadenfedern, so ist diese hauptsächlich dadurch charakterisirt, dass der nackte untere Theil des Schaftes eine bedeutende Länge erreicht; aus diesem Grunde fallen ja diese Gebilde schon dem unbewaffneten Auge so sehr auf. Am unteren Ende des Schaftes sitzt eine sehr

<sup>1</sup> Man vergleiche MAX FÜRBRINGER, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. II. Bijdragen tot de Dierkunde. 1888. pag. 1007.

<sup>2</sup> BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Vögel. 1891. pag. 530.



kurze Spule; oben trägt er einige wenige, fast an einer Stelle entspringende Strahlen<sup>1</sup>, welche mit Nebenstrahlen besetzt sein können. Diese Nebenstrahlen bestehen hier wie sonst aus einer Zellenreihe; letztere sind länger als breit, unten abgestutzt, oben mit ein Paar wimperartigen Anhängen versehen (Fig. 1). Diese Federform stimmt

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.



Fig. 1. *Phoenicopterus antiquorum*. Fadenfeder des Rückens. Fig. 2. *Milvus govinda*. Fadenfeder der Brustflur (27 mm lang). Fig. 3. *Saxicola rubetra*. Fadenfeder der Spinalflur. Fig. 4. *Caprimulgus europæus*. Fadenfedern der Spinalflur.

also mit der Kontourefeder durch die Anwesenheit eines verhältnismäßig starken Schaftes überein, sie entbehrt jedoch der Häkchen. Von einem Afterschaft ist keine Spur vorhanden. Wenngleich diese Form von Fadenfedern wohl die verbreitetste ist, so giebt es doch

<sup>1</sup> Ich gebrauche hier die Terminologie von DAVIES. Im Allgemeinen trägt der Schaft Äste oder Strahlen, diese tragen Nebenstrahlen. Doch kommen letztere, durch ihren Bau (als Zellenreihe) gekennzeichnete Gebilde auch wohl unmittelbar am Schaft selbst vor.

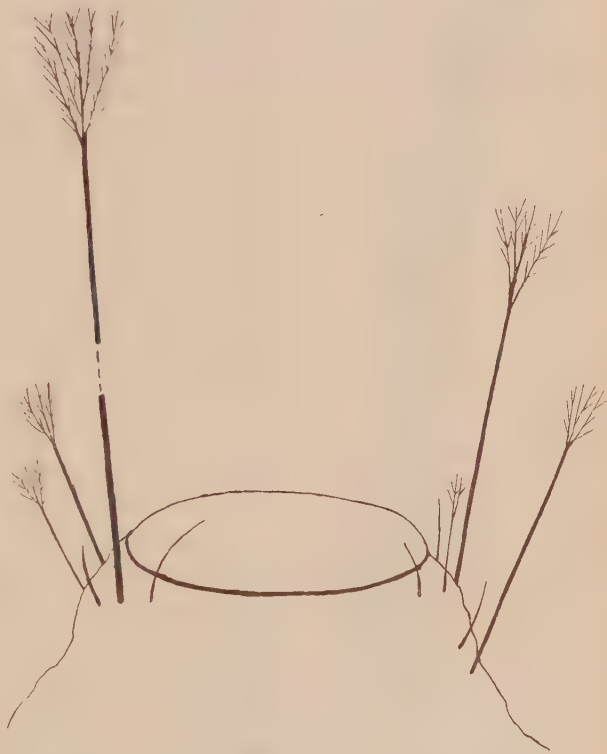
auch schon eben so lange, welche ein anderes Aussehen darbieten (man vgl. Fig. 2). Hier ist die Anzahl der Strahlen sehr reducirt, aber es kommen relativ viele Nebenstrahlen vor. Ich fand solche bei *Milvus govinda*, *Crex pratensis* u. A. In der Fig. 3, welche die Fadenfedern von *Amadina fasciata*, *Saxicola rubetra* u. A. illustriert, sitzen zweireihig angeordnete Nebenstrahlen direkt dem

Fig. 5.



*Gallus domesticus* (Negerhuhn).  
Fadenfeder der Spinalfur.

Fig. 6.



Anordnung der Fadenfedern bei einer größeren Konturfeder.

Schäfte auf, während keine Äste entwickelt sind. Dagegen fehlen wieder in anderen Fällen gerade die Nebenstrahlen, obgleich der Schaft am Ende einige Äste trägt. So ist das Verhalten bei *Caprimulgus europaeus*, *Plectolophus roseicapillus* u. A. (Fig. 4).

Dem gegenüber kommen zuweilen bei langen Fadenfedern die Strahlen nicht nur an der Spitze, sondern vereinzelt am ganzen Schaft vor. NITZSCH hat dies schon bei einigen Hühnern beob-

achtet, und ich selbst erhielt den gleichen Befund bei der als Negerhuhn bekannten Rasse. Die Form einer solchen Feder ist aus Fig. 5 ersichtlich.

Fig. 7.



*Phalacrocorax carbo.*  
Fadenfeder des Halses im Hoch-  
zeitskleide.

Außer diesen langen Fadenfedern bestehen noch andere in viel größerer Zahl, die erst bei der Untersuchung mit dem Mikroskope nachweislich sind. Zieht man eine Kontourfeder aus, schneidet dann ihren Follikel mit seiner nächsten Umgebung mit einem Rasirmesser oder Schere ab, und betrachtet dieses Stückchen in Glycerin, dann finden sich um den Follikel herum meistens mehrere Fadenfedern in verschiedenster Ausbildung. Einige unterscheiden sich nur durch den kürzeren Schaft von der oben beschriebenen längeren Sorte, andere haben eine noch viel mehr reducirte, ja bisweilen gar keine Fahne, so dass der Schaft einfach dünn ausläuft. Ein solches Verhalten zeigt Fig. 6, in der die Umgebung einer größeren Kontourfeder abgebildet ist. Wie ersichtlich, sind die kleinsten Fadenfederchen nur äußerst winzige, unscheinbare Gebilde.

Dies sind im Allgemeinen die Hauptformen der Fadenfedern, wie sie bei den Carinaten über den Körper verbreitet sind; in einigen Fällen aber sind noch stärker entwickelte an bestimmten Stellen beobachtet worden. NITZSCH<sup>1</sup> fand solche bei einigen Passerinen und *Trichophorus* im Nacken und bei *Haliæus* (= *Phalacrocorax*) im Hochzeitskleide am Halse.

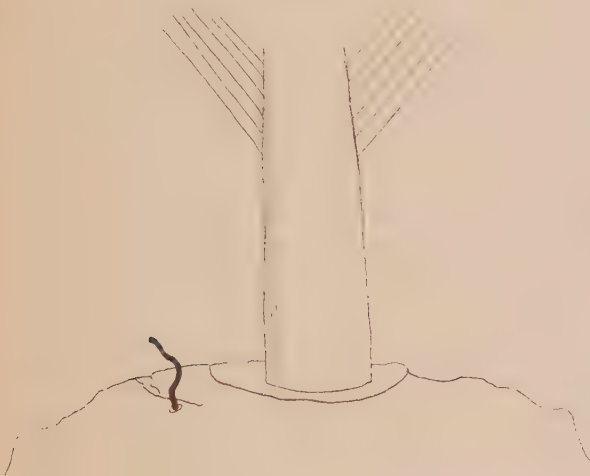
Letztere (Fig. 7) bilden wohl die höchst entwickelte Sorte, welche NITZSCH überhaupt hat finden können. Auch hier ist der Schaft dünn, aber steif, und ein wesentlicher Unterschied anderen Fadenfedern gegenüber liegt darin, dass sie von unten bis zur Spitze Äste tragen. Doch giebt es an den Grenzen der von ihnen gebildeten weißen Stelle schon solche,

<sup>1</sup> System der Pterylographie. pag. 20.

welche nur am Ende eine kurze Fahne besitzen, also den gewöhnlichen näher stehen.

Über die Federn, welche im Hochzeitskleide von *Phalacrocorax* den weißen Flecken am Oberschenkel bilden, hat NITZSCH sich das Urtheil vorbehalten<sup>1</sup>. Die Untersuchung eines frischen Exemplars hat mir aber keinen Zweifel gelassen, dass wir es auch in diesem Falle mit echten Fadenfedern zu thun haben. Die weißen Federn stehen hier neben schwarzen Kontourfedern, welche von ihnen ganz bedeckt werden, da sie beträchtlich kleiner sind (die Kontourfedern 2½ cm, die Fadenfedern bis 6 cm). Am Rande des Fleckens gehen letztere allmählich in die viel kleineren, nur am Ende mit einer

Fig. 8.



*Rhea americana*. Feder und Fadenfeder des Halses.

Fig. 9.



*Casuarius westermanni*.  
Fadenfeder des Halses.

Fahne versehenen gewöhnlichen Fadenfedern über. Es zeigt sich nun an diesen größten Fadenfedern die höchst merkwürdige Thatsache, dass sie auch Häkchen besitzen, also ganz wie Kontourfedern gebaut sind. Von einem Afterschafte findet sich keine Spur, das Grübchen ist aber in ganz gewöhnlicher Weise vorhanden. —

Auch den Ratiten kommen wohl immer Fadenfedern zu. Die von *Rhea* (Fig. 8) sind außerordentlich klein, und, wie ich immer fand, oben abgestutzt, auch im Ganzen gebogen und von durchaus rudimentärem Charakter.

Auch bei *Casuarius* sind sie meistens nur winzig, doch sind

<sup>1</sup> System der Pterylographie. pag. 218.



hier die Schäfte meistens vollständig und scharf zugespitzt; bisweilen bestehen auch Äste, ja selbst Nebenstrahlen, wie z. B. bei der in Fig. 9 abgebildeten Fadenfeder des Halses.

Struthio, der als ältester recenter Vogel (FÜRBRINGER) von besonderem Interesse ist, hat stellenweise auch durchaus kleine Fadenfedern, so z. B. an den Schenkeln. Zwischen den Schwanzfedern

Fig. 10.



*Struthio molybdophanes*. Fadenfeder  
des Schwanzes.

Fig. 11.



*Phoenicopterus antiquorum*. Dunenfeder  
(20 mm lang) mit den Fadenfedern.

kommen längere vor (Fig. 10). Der lange Hals zeigt ein eigenthümliches Verhalten. Scheinbar ist er mit kurzen Federchen einer einzigen Sorte bedeckt, doch ergiebt sich bei genauerer Betrachtung, dass immer eine längere von vier bis fünf kürzeren umgeben ist. Diese Federn, die also eine Gruppe bilden, sind auf einem Felde eingepflanzt, und diese verschiedenen, alternirend gestellten Felder fallen z. B. an der Kehle schon dem bloßen Auge auf. Dass hier die kürzeren die Fadenfedern sind, wird durch ihre Anordnung sehr wahrscheinlich. Die Form aller Fadenfedern bei *Struthio* weicht

von den bisher beschriebenen dadurch ab, dass ihr Schaft, wenn er auch eine bedeutende Länge erreicht, doch meistens nur am unteren Ende Äste trägt. Doch fehlten auch den übrigen von mir untersuchten Ratiten die echten, langen Fadenfedern der Carinaten.

Was nun die Anordnung der Fadenfedern anbelangt, so muss ich zunächst darauf hinweisen, dass ich die Fadenfedern bei allen von mir untersuchten Vögeln wenigstens neben den Kontourfedern in sehr wechselnder Anzahl gefunden habe.

Wichtig ist es, dass ich auch die Dunenfedern sehr oft mit ihnen vergesellschaftet fand; das gilt nicht allein für Dunen, welche auf Rainen sitzen, sondern auch für die, welche zwischen den Kontourfedern angeordnet sind. Diese Fadenfedern sind immer kurz, oft ganz rudimentär, wie sie auch in Fig. 11 vorkommen; hierin mag wohl die Ursache liegen, dass sie bis jetzt nicht beobachtet wurden. Mehrmals aber ließ sich keine Spur von ihnen entdecken. Vielleicht sind bei kleineren Dunen die Fadenfedern zuerst sehr rückgebildet, später ganz verschwunden. Jedenfalls steht es fest, dass in sehr vielen Fällen sowohl Kontourfedern als Dunen von einigen Fadenfedern umgeben sind, also mit ihnen zusammen je eine Federgruppe bilden; nach den bisherigen Beobachtungen kann man ferner sagen, dass wohl allen recenten Vögeln solche Federgruppen eigen sind.

Es liegt nun die Frage nach der Bedeutung dieser Fadenfedern nahe. Ob sie in ihrer gegenwärtigen Ausbildung noch irgend welchen Nutzen haben, darüber lässt sich nichts Sicheres sagen. Wenn gleich die größeren noch einigermaßen zur Körperbedeckung mit-helfen mögen, so lässt sich dieses für die ganz kleinen, wie sie ja so häufig vorkommen, schwer behaupten. Meines Erachtens spricht Alles dafür, und zwar in erster Linie ihre sehr wechselnde Ausbildung, dass wir es hier mit rudimentären Gebilden zu thun haben; Rudimenten von Federn mit einer Spule, einem gut entwickelten Schaft, Ästen und Nebenstrahlen, welche letzteren aus mit Wim-perchen versehenen Zellen gebildet sind. Dass sie auch Häkchen ge-tragen haben, dafür liegen wenige Argumente vor. Sie waren also wie Kontourfedern gebildet, hatten aber wahrscheinlich keine Häkchen. Vielleicht geben die, welche im Nacken von *Phalacrocorax* vorkom-men, noch das richtigste Bild über ihre Beschaffenheit, wenngleich ich natürlich nicht meine, dass diese Federn als solche ererbt sind; vielmehr liegt hier wohl ein Fall von sekundärer Vergrößerung ru-dimentärer Organe vor. Eine weitere Frage ist es, ob es vielleicht

Rudimente sein können von Federn, die während der Entwicklung der Vögel eine Rolle zu spielen haben. Doch auch für diese Auffassung liegt kein Grund vor. Die Zahl der Embryonaldunen scheint an den Fluren der Zahl der späteren Kontourfedern etwa zu entsprechen, während sich im Erstlingsgefieder von den Fadenfedern noch keine Spur vorfindet.

Es bleibt demnach nur die Annahme übrig, dass die Fadenfedern Rudimente sind aus einem phylogenetisch früheren Stadium,

Fig. 12.



*Numida ptilonorhyncha*. Anordnung der Federn an den fast nackten Theilen des Kopfes.

mit anderen Worten, es gab eine Zeit, in welcher die Vögel eine mehr gleichmäßige, aber reichere Befiederung besaßen als jetzt: die Federn standen in Gruppen, in denen eine in der Mitte stehende Feder (die Mittelfeder) ursprünglich vielleicht nicht von den anderen verschieden war. Später begannen diese Mittelfedern, so zu sagen auf Kosten ihrer Nachbarn, an Größe und Komplikation ihres Baues zuzunehmen, und jetzt bilden die Fadenfederchen noch das letzte Zeichen des einstmaligen üppigen Federwuchses.

Bessere Qualität hat hier im Kampf mit größerer Quantität den Sieg errungen.

Es ist bemerkenswerth, in welchem Maße sich die Fadenfedern selbst neben den rudimentärsten Kontourfedern erhalten haben. So vermisst man sie z. B. nicht an den fast nackten Kopftheilen vom Perlhuhn (Fig. 12), vom Truthahn etc. Zuweilen sind sie an solchen Stellen den Kontourfedern an Länge überlegen, wie an den rothen Kopflappen des Fasans, wo sie etwa fünfmal länger sind als ihre winzigen Kontourfederchen.

Somit finden wir bei den Vögeln Federgruppen in ähnlicher Weise wie bei den Säugethieren Haargruppen. Da liegt die Frage

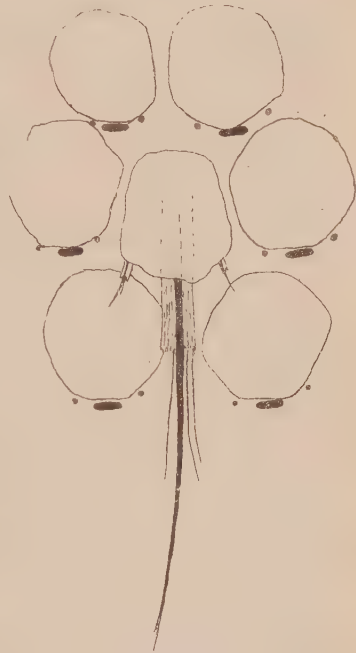
nahe, in wie weit auch hier die Gruppenstellung etwa mit Schuppen im Verbande steht. Das ist indess nicht so leicht auszumachen und es sind wohl ausgedehntere Untersuchungen, welche ich eben in Angriff genommen habe, nöthig, bevor wir eine befriedigende Antwort geben können. An befiederten Füßen findet sich sicher oft je eine Feder hinter, zuweilen auch auf einer Schuppe, und namentlich letztere Erscheinung ist mir noch durchaus unklar.

Doch kann ich nicht umhin, hier schon einen Fall zu erwähnen, welcher eine bestimmte Ähnlichkeit darbietet mit der Anordnung der Dreihaargruppen auf beschuppten Säugethierschwänzen. Es waren nämlich bei einer jungen *Strix flammea* je drei Federn hinter den Schuppen des Fußes vorhanden (Fig. 13), von welchen die Mittelfeder viel länger war als die winzigen lateralen, welche hier die Fadenfedern darstellen, wie aus dem Verhalten mehr oben am Beine erhellt.

Jedenfalls scheint mir die Gruppenstellung der Federn eine sehr wichtige Thatsache, und obwohl der Gedanke mir fern liegt, daraus zur Homologie mit Haaren schließen zu wollen, so lässt sich doch nicht leugnen, dass dieses Verhalten ein nicht unwichtiges Argument für die genannte Homologie darbieten würde, wenn auch andere Gründe dafür sprächen. Das ist aber beim jetzigen Standpunkt unserer Kenntnis sehr zweifelhaft. Doch scheint es mir der Mühe werth, beide Bildungen einmal in ihrer Anordnung zu vergleichen.

Bei den Säugethieren fanden wir typisch die Dreihaargruppe, meistens aber eine Neigung zur Vergrößerung der Anzahl Haare jeder Gruppe; nur in einigen Fällen, so z. B. bei *Homo*, *Hippopotamus*, war Reduktion eingetreten. Am Rumpfe sind alle Gruppen in der Regel ähnlich gebildet. Bei den Vögeln fällt zunächst die große Einförmigkeit auf; bei allen recenten Vögeln finden wir das gleiche Schema, nämlich Gruppen, in welchen immer nur die Mittelfeder

Fig. 13.



*Strix flammea*, juv. Schuppen und Federn der Zehen.



stark ausgebildet ist, während alle übrigen mehr oder weniger rudimentär sind. In analoger Weise findet man z. B. beim Menschen, Chimpanse etc. neben jedem ziemlich starken Mittelhaare oft noch ein Paar sehr feine, farblose Härchen, die man den Fadenfedern vergleichen könnte. Ähnliche Verhältnisse bestehen am Schwanze von *Acanthion javanicum*, wo viele Mittelhaare zu großen hohlen Stacheln ausgebildet sind, während die lateralen Haare sehr klein sind oder fehlen. Bei den Vögeln sind ferner die Mittelfedern von zweierlei Art: bald treten sie als Kontourfedern, bald als Dunen auf. Auch dieses findet bei den Säugethieren seine Parallele in der verschiedenen Ausbildung der Mittelhaare einerseits am Rumpfe, andererseits am Schwanze und an den Pfoten. So bildet z. B. auch der bestachelte Rücken des Igels eine Art Flur der unbestachelten Bauchfläche gegenüber; nur sind hier in jeder Haargruppe mehrere Haare zu Stacheln ausgebildet.

Ich muss hier eines Versuches von FICALBI<sup>1</sup> Erwähnung thun, zwischen Haar und Feder einen Übergang zu finden. FICALBI betrachtet als solchen die haarähnlichen Gebilde, welche in einem Büschel an der Brust des männlichen Truthahns zusammensitzen. Nach seiner Beschreibung sind diese wie Schuppen gebaut, aber wie Schuppen mit einer sehr hohen und feinen, drahtförmigen Papille, welche auch hier von der Epidermis bekleidet wird. Aus solchen Gebilden, meint FICALBI, seien einerseits die Haare, andererseits die Federn hervorgegangen, und er betrachtet diese Haare des Truthahns als direktes Überbleibsel der Integumentanhänge im Urzustande. Wäre diese Auffassung richtig, so würde diesen sonderlichen Haaren eine große Bedeutung zukommen; doch scheint sie mir auf sehr schwache Argumente gegründet zu sein. Gerade der einfache Bau dieser Gebilde, welche doch in der That nichts sind als haarförmige Hautpapillen, erschwert es meines Erachtens sehr, ihren vergleichend-anatomischen Werth zu beurtheilen; es scheint mir desshalb die größte Vorsicht bei der Deutung geboten. FICALBI scheint nicht untersucht zu haben, in wie weit bei anderen verwandten Vögeln ähnliche Bildungen vorkommen. Er würde dann, wie ich meine, gefunden haben, dass dergleichen Befunde bei Gallinacei nicht gerade selten sind und dass diese Bildungen bei *Meleagris* nur eine größere Länge als sonst erreichen. So hat *Numida ptilonorhyncha* einen

<sup>1</sup> Atti della soc. Tosc. di Sc. nat. Pisa. Vol. XI. 1891. pag. 227. Sulla architettura istologica di alcuni peli degli uccelli.

Büschel von 10—15 mm langen Faden am Scheitel, und bei Hühnern und Fasanen sind Papillenbildungen am Kopfe ebenfalls weit verbreitet, welche fast ganz übereinstimmen mit den Randpapillen am Borstenbündel des Truthahns, wie es mir auch die Untersuchung von Schnitten ergeben hat, und von welchen die langen Borsten eben bloß durch ihre Länge verschieden sind. Es will mir nicht einleuchten, dass schon die Länge letztere zu primitiven Haaren macht, da doch auch die genannten Papillen wohl nichts mit Haaren zu schaffen haben. Eher ließen sie sich als etwas modificirte Schuppen deuten; vielleicht sind es aber auch nur Bildungen *sui generis* von untergeordnetem Werthe. Wenn ich später die Fußschuppen einer näheren Untersuchung unterwerfe, werde ich auch diese Frage nicht außer Acht lassen. FICALBI's Behauptungen<sup>1</sup> »non divido poi affatto le opinioni di KLEE che i rettili progenitori degli uccelli dovessero esser coperti di tubercoli sfibrillati nella parte Cornea: nulla prova, nè la ontogenia, nè le considerazioni filogenetiche, che le filoplume possano avere avuto questa origine: in esse, lo ripeto, le barbe si originano su pbiegettamenti della papilla dermica. Il primo cenno della penna è in produzioni dermo-epidermiche, non in sfibrillamenti di parte cornee« kann ich keinen allzugroßen Werth zusprechen, da sie sich gerade auf seine oben besprochenen Ansichten stützen.

Doch kehren wir zu unseren Fadenfedern zurück. Außer der ursprünglichen Gruppenstellung der Federn ist noch mehr daraus zu erlernen. Wenn die von mir vertretene Deutung derselben die richtige ist, dann folgt nämlich daraus die wichtige Thatsache, dass auch an den Rainen früher Federn vorhanden waren mit starkem Schaft. Zu jener Zeit waren also die langschäftigen Federn relativ noch viel zahlreicher als jetzt, wenn überhaupt die Dunen als solche existirten. Diese Thatsache dürfte wohl für die Auffassung des Verbandes zwischen Kontourfedern und Dunen von Gewicht sein.

Gehen wir zunächst darauf ein, worauf die Unterscheidung dieser beiden Sorten sich gründet. Verschieden sind sie hauptsächlich in zweierlei Hinsicht, nämlich 1) im Verhalten des Schaftes, 2) im Bau der Nebenstrahlen. Bei Kontourfedern finden wir einen langen Schaft und abgeplattete Nebenstrahlen, welche Häkchen und Wimpern besitzen; in einzelnen Fällen können noch allerlei Eigenthümlichkeiten von untergeordnetem Werth eintreten, wie deren z. B. von CLEMENT<sup>2</sup>

<sup>1</sup> l. c. pag. 264.

<sup>2</sup> Structure microscopique des plumes. Bull. Soc. Zool. France. I. 1876, pag. 282.

beschrieben sind. Bei den Dunen dagegen findet sich ein schwacher, kürzerer Schaft, welcher bisweilen ganz fehlt, so dass die Federn doldenförmig aussehen, wie bei *Pelecanus*, und ihre Nebenstrahlen zeigen sehr verschiedenartige Bildungen. Oft sind die Zellen, welche diese Nebenstrahlen zusammensetzen, am Ende stark erweitert und mit meistens vier Zähnen versehen, so dass der Strahl knotig aussieht (Fig. 14); bald ist keine Spur von solcher Gliederung nachweisbar, und haben die Zellen am Ende nur ein Paar Wimperchen

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.



*Dendrocygna arcuata*. Nebenstrahl einer Dune des Rumpfsseitenrains. *Spheniscus demersus*. Nebenstrahl einer Dune vom Rücken. *Plictolophus roseicapillus*. Nebenstrahl einer Dune der Brustflur.

(Fig. 15). Bei Papageien, Adler etc. (Fig. 16) sind die Zellen sehr fein und die Strahlen selbst äußerst zahlreich. Alle diese Formen von Nebenstrahlen lassen sich von solchen herleiten, wie sie die Fadenfedern noch oft zeigen. Sind sie doch dort meistens aus überall gleich breiten Zellen gebildet, welche am Ende oft ein Paar Wimperchen, ja zuweilen selbst schon Häkchen tragen. In Betreff der Breite stehen diese Zellen in der Mitte zwischen Kontoureffern und Dunen. Indem die Wimpern bald in stumpfe Zähne, bald in Häkchen übergehen, erhält man die typischen Anhänge der zwei Federsorten.

Was die Nebenstrahlen anbelangt, so haben sich die Kontourfedern in die eine, die Dunenfedern in die andere Richtung vom primitiven Verhalten mehr oder weniger entfernt, letztere oft sehr wenig. Doch scheint es mir ein wichtiger Befund, dass auch unzweifelhafte Dunen Spuren von Häkchen aufweisen können. Ich fand solche bei 12 bis 17 mm langen echten Dunen des Rumpfseitenrains von *Numida meleagris*. Die distalen Nebenstrahlen am unteren Ende der Äste sind hier in Besitz von echten Häkchen, gerade so wie bei Kontourfedern.

Es bleibt nun noch die Frage, ob ein kurzer oder ein langer Schaft das primitivste Verhalten repräsentirt. Meines Erachtens bietet die Anwesenheit der Fadenfedern neben den Dunen ein wichtiges Argument für die Ansicht, dass der kurze Schaft der Dunen ein sekundärer Zustand ist. Es wäre sonst schwer zu verstehen, wie die Fadenfedern des Rains ihre langen Schäfte erhalten haben. Leider geben die recenten Vögel auch für diese Frage keine direkten Beweise; wohl giebt es bekanntlich Vögel ohne Raine (*Ratiten*, *Aptenodytes*), aber es spricht Vieles dafür, dass alle diese flugunfähigen Vögel von guten Fliegern herzuleiten sind. Es ist somit wohl wahrscheinlich, dass im Verhalten ihrer Pterylose ein Rückschlag vorliegt, beweisen lässt sich dies aber nicht.

Es erübrigt uns nun noch einige Worte dem Embryonalkleide der Vögel zu widmen. Es ist vielfach darin das genaue Bild der Urbefiederung gesehen worden, doch scheint es mir sehr fraglich ob mit Recht. Allerdings sind die Embryonalfedern oft sehr einfach gebaut, indem sie z. B. bei *Columba* am Ende des schaftähnlichen Grundstückes nur einige gleichwerthige Äste ohne Nebenstrahlen zeigen, doch kann man sie darum noch nicht als primitiv betrachten. Das Rudimentäre ähnelt dem Primitiven gar zu oft. Ist doch wohl keine Embryondune einfacher zusammengesetzt als die oben beschriebenen winzigen Fadenfederchen, welche doch wohl sicher rückgebildet sind.

Es darf meines Erachtens nicht vergessen werden, dass das am besten entwickelte Embryonalgefieder den Nestflüchtern eigen ist, wozu doch wohl die ältesten Vögelgruppen gehören. Ihre Jugenddunen haben selbst mehrmals einen Afterschaft (*Dromaeus*, und, wie ich fand, auch *Cygnus*<sup>1</sup>). Ja, es lassen sich bei *Cygnus* schon

<sup>1</sup> Es hat auch vor Kurzem PYCRAFT (A Contribution to the pterylography of the Tinamiformes. The Ibis, January 1895. pag. 11) den Afterschaft bei mehreren Neoptilen aufgefunden, so bei *Meleagris*, *Gallus* (a small one), namentlich soll derselbe bei *Calodromas elegans* und *Nothura maculosa*



im Embryonalkleide deutlich zweierlei Sorten von Federn unterscheiden, nämlich längere (30—35 mm) mit gut entwickeltem Schaft und Hyporhachis; und kürzere (6—15 mm), wo die Äste doldenförmig am Ende des kurzen Schaftes angeordnet sind.

Die Tauben, deren Embryonalfedern wegen ihrer einfachen Ontogenese oft als eine Art Urfedern beschrieben sind, sind aber echte Nesthocker. DAVIES<sup>1</sup> behauptet wohl: »wenn wir beachten, bis zu welchem Grade die Erstlingsdunen bei der Taube entwickelt sind, so müssen wir sie als in Funktion stehend betrachten, und es ist schwer zu begreifen, dass, wenn Nebenstrahlen einmal erworben waren, sie wieder verloren gegangen wären. Bei Vögeln, deren Erstlingsdunen sehr rudimentär sind, ist dieses in der Anzahl und Größe der Federn ausgesprochen; die Nebenstrahlen erhalten sich bis zum Untergang der Feder, wo sie fehlen, liegt wohl ein niedriger Zustand der Dune, nicht ein rückgebildeter vor«, aber Beweise für diese Ansichten führt er nicht an. Ich dagegen meine, dass an vielen Fadenfedern die Nebenstrahlen wohl bestimmt verloren gegangen sind (*Caprimulgus*, *Plictolophus*), und warum sollte dies auch an den Erstlingsdunen nicht haben stattfinden können. Ich kann in den Taubenfederchen eben so wenig etwas Primitives erblicken, als ich bei den Papageien die Nacktheit der Jungen als solches zu betrachten wage. Mir will es vielmehr scheinen, dass wenigstens die einfachsten Formen der Erstlingsdunen reducirte Gebilde sind, und wir also noch höchstens in beträchtlich entwickeltem Kleide vieler junger Nestflüchter primitives Verhalten vermuthen können. Doch auch hier liegt wohl schon manche cänogenetische Änderung vor; namentlich möchte die oft vorkommende Schwäche der Schäfte auch hier eine sekundäre Erscheinung sein. Als wichtige Stütze für diese Ansicht betrachte ich es, dass bei *Rhea*, *Casuarus*, *Cygnus* etc. dieser Schaft absolut gut entwickelt ist. Schon das baldige Auftreten einer neuen Federgeneration, noch ehe die Embryonalfedern eine abgeschlossene Wurzel erhalten haben, weist darauf hin, dass letztere

stark entwickelt sein (»the aftershaft almost equals the main feather in size«). Von Interesse scheint mir auch, dass schon bei diesen Embryonaldunen die distalen Nebenstrahlen sich anders verhalten als die proximalen (»by the unaided eye the feathers of the dorsal surface can be sharply differentiated into a distal pennaceous and a proximal downy half; this of course, is due to the structure of the radii . . . . The radii of the distal end of the feather are in no wise to be distinguished from those of such pennaceous feathers as do not interlock, yet, by reason of their stiffness and close arrangement, form a vexillum«).

<sup>1</sup> Morpholog. Jahrbuch. Bd. XV. 1889. pag. 630.

überhaupt behufs einer speciellen, nur einer kurzen Periode im Leben des jungen Vogels angemessenen Bekleidung, modificirt sind.

Ich möchte hier als analogen Fall das Haarkleid der jungen Säuger in Betracht ziehen; es kommen hierin wohl niemals primitive Haarbildungen vor, da wir doch z. B. beim jungen Igel schon Stacheln, bei anderen Wollhaare und Grannen unterscheiden können wie bei den erwachsenen Thieren. Es liegt hier offenbar nichts als eine dem Umfang und den Lebensverhältnissen des jungen Thieres angepasste Haargeneration vor, in der aber die Haare selbst in keiner Hinsicht ein primitiveres Verhalten zeigen als beim älteren Thiere.

Noch eher ließ sich dies bei den Vögeln denken. Haben doch die Erstlingsdunen Nebenstrahlen, welche weder typisch kontoudfederartig, noch typisch dunenartig gebaut sind (Fig. 17). Ihre Zellen sind am Ende meistens nicht breiter, und sind da oft mit Wimpern besetzt. Sie sind aber bestimmt stärker als bei echten Dunen, zeigen aber wieder keine Spur von Häkchen. Somit ähneln sie denjenigen vieler Fadenfedern, und es spricht nichts dafür, dass sie solche jemals besessen haben, wiewgleich man sich immer gegenwärtig halten muss, dass auch bei unzweideutigen Kontourfedern Häkchen sehr leicht verloren gehen können (z. B. bei Pinguinen; auch bei anderen Vögeln findet man oft sehr wenig Häkchen an echten Kontourfedern, wie es mir besonders bei *Turacus persa* auffiel).

Zum Schlusse will ich noch zwei Punkte berühren, welche in einer Federnbeschreibung nicht übergangen werden dürfen. Das ist erstens der Afterschaft, zweitens das Ratitengefieder. Für beide fragliche Punkte bringt leider meine Untersuchung nichts wesentlich Neues. Wenn auch den jetzigen Fadenfedern allgemein ein Afterschaft abgeht, so achte ich es doch für unvorsichtig, daraus weitgehende Schlüsse zu ziehen. Es bleibt immer eine auffallende Thatsache, dass schon bei den ältesten Vögeln in dieser Hinsicht so viel Verschiedenheiten bestehen. Welches Verhalten älter ist, dasjenige des *Casuars* mit zwei gleichen Schäften oder dasjenige von *Struthio* ganz ohne Afterschaft, bleibt künftigen Untersuchungen vorbehalten. Nur will ich eine Beobachtung erwähnen, welche ich beim *Casuar* machte. Es waren dort im hinteren Theile des Rückens viele

Fig. 17.



*Cygnus olor*. Nebenstrahl von einer der längeren Nestdunen.

Federn mit zwei Afterschäften vorhanden. Dergleichen sind auch wohl früher beschrieben worden<sup>1</sup>, doch wurden sie wohl oft als Monstrosität betrachtet, während ich es dafür halten muss, dass sie allen Casuaren eigenthümlich sind und also nicht so sehr vernachlässigt werden mögen, wie es in den neueren Handbüchern der Ornithologie meistens der Fall ist. Es scheint mir ihr Auftreten nicht dafür zu sprechen, dass wir im langen Afterschafte der Casuare überhaupt etwas Primitives zu sehen haben.

Das Ratitengefieder ist 1) durch das Fehlen der echten, kurzschäftigen Dunen<sup>2</sup>, 2) durch das Fehlen der Häkchen an den Strahlen ausgezeichnet. Durch beides gleicht es wohl einem lang verflochtenen Stadium der Vögelbekleidung. Doch ist es sehr zweifelhaft, ob wir es hier mit primitiven oder pseudoprimitiven Verhältnissen zu thun haben. Da Alles dafür spricht, dass diese Thiere von guten Fliegern abstammen, ist wenigstens das Fehlen der Häkchen an den Remiges mit großer Wahrscheinlichkeit als sekundäres Verhalten zu deuten, indem ja »vereinzelte Wimpern als Annäherung an den Typus der Häkchen ein knotenförmig verdicktes Ende zeigten<sup>3</sup>.« Ob dieses auch für die anderen Federn gilt, und ob diese an den den Rainen entsprechenden Stellen jemals einen schwächeren oder kürzeren Schaft, also größere Ähnlichkeit mit den Carinatendunen besessen haben, das lässt sich für jetzt weder bejahen noch verneinen, und scheint mir überhaupt für unsere Frage von geringerem Interesse, doch deutet das Auftreten von Fluren und Rainen beim jungen Strauße darauf hin, dass früher die Federn wenigstens weniger gleichartig waren als jetzt.

---

<sup>1</sup> MILNE EDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. X. pag. 53 (chez le Casoar de la Nouvelle-Hollande).

KLEE, Bau und Entwicklung der Feder. Zeitschr. für Naturwissenschaften. Halle. Bd. LIX. pag. 132.

FATIO, Mém. soc. phys. Genève. XVIII. 1866. pag. 253 (chez le Casoar de l'archipel Indien).

<sup>2</sup> Es bilden hier nur die Erstlingsdunen von *Struthio* eine Ausnahme. Das allgemeine Hervortreten der langschäftigen Federn als primitivere Form und ihr häufiges Auftreten im Erstlingsgefieder der Nestflüchter macht es mir jedoch unmöglich, hierin mit GADOW (BRONN, Vögel, systematischer Theil, pag. 93) ein primitives Verhalten zu erblicken. Ich glaube, dass diese Federn schon stark modificirt sind, worauf schon die eigenthümlichen plattenförmigen Gebilde hinweisen, welche am Ende der längeren Strahlen vorkommen, und welche gerade besonders zur Darstellung der schützenden Pfeffer- und Salzfarbe mithelfen.

<sup>3</sup> FÜRBRINGER, Bijdragen tot de Dierkunde. 1888. pag. 1492.

Was endlich die *Archaeopteryx* anbelangt, so herrschen über deren Befiederung noch wenig einmüthige Anschauungen. Doch scheinen mir zwei Thatsachen von besonderem Interesse: 1) dass bei ihnen keine kurzschäftigen Federn, wie die echten Dunen der *Carinaten*, nachgewiesen sind; 2) dass ihre größeren Federn in Vielem an die der *Ratiten* erinnern, indem sie u. A. einen ziemlich schwachen Schaft besitzen, so dass es fraglich erscheint, ob sie wohl zum eigentlichen Fliegen dienen konnten. Nach FÜRBRINGER<sup>1</sup> machen sie einen schwächeren Eindruck als diejenigen von *Rhea* und *Struthio*. Ob sie Häkchen besaßen, ist noch zweifelhaft, aber jedenfalls gleichen sie sehr der Urform der Feder, welche ich nach meinen Untersuchungen an recenten Vögeln habe annehmen müssen.

Wie es sich etwa mit den Federgruppen bei *Archaeopteryx* verhält, darüber lässt sich wenig Bestimmtes sagen, doch sprechen meines Erachtens namentlich die zweireihig angeordneten Federn des Schwanzes dafür, dass auch hier schon nur die Mittelfedern stark entwickelt waren; ob daneben noch kleinere Federchen, also Fadenfedern vorkommen, kann nur durch neue Untersuchungen am Exem-  
plare selbst festgestellt werden.

Es sei mir erlaubt, hier noch einmal meine Hauptresultate mitzutheilen. Ich glaube, eine Reihe von Thatsachen, welche meine Untersuchungen ergeben haben, berechtigen zu der Annahme, dass in einem gewissen Stadium in der Entwicklung des Vogeltypus die Körperbekleidung bestand aus alternirenden Gruppen von unter einander ähnlichen Federn, deren langer Schaft zweireihig angeordnete Äste trug, welche ihrerseits mit Nebenstrahlen besetzt waren. Letztere bestanden je aus einer Reihe von Zellen, welche am Ende ein Paar Wimperchen, vielleicht hier und da auch Häkchen besaßen. In späteren Zeiten bildeten sich mehr und mehr die Mittelfedern der Gruppen auf Kosten der anderen aus, so dass von letzteren jetzt nur noch die Reste in der Form von oft sehr winzigen Fadenfedern vorhanden sind. Die Mittelfedern selbst wurden entweder zu echten Kontourfedern, indem die Wimpern sich mehr und mehr in Häkchen umbildeten und Schaft und Nebenstrahlen stärker wurden, oder sie wurden zu echten Dunen dadurch, dass 1) ihre Nebenstrahlen relativ schwächer und zahlreicher, ihre Zellen überdies am Ende erweitert oder in anderer Weise metamorphosirt wurden, und 2) ihr Schaft bedeutend schwächer und kürzer wurde. Wo wir jetzt — und das

---

<sup>1</sup> l. c. pag. 1534.



möchte ich auch für das Embryonalgefieder annehmen — doldenförmige Federn finden, haben wir es mit reducirten langschäftigen Federn zu thun. Welche Form an dieser langschäftigen Urform voranging, darüber wissen wir zur Zeit nichts Gewisses.

### Speciellere Angaben über die untersuchten Vögel.

Zweckmäßigkeitshalber habe ich die Arten nach dem bis jetzt gebräuchlichen System, wie es z. B. in dem Lehrbuche von CLAUS vertreten ist, angeordnet.

#### *Natatores*

##### *Spheniscus demersus* (Fig. 15).

Am Rücken finden sich die gewöhnlichen drei Sorten von Federn: Kontourfedern, Dunen und Fadenfedern. Von den Dunen finden sich mehrere in jedem von vier Kontourfedern gebildeten Viereck. Sie haben einen kurzen Schaft und sind fast doldenförmig. Ihre Nebenstrahlen sind nicht knotig, die Zellen tragen am Ende ein Paar ziemlich lange Wimpern. Auch die Endzellen der Nebenstrahlen von den Kontourfedern haben solche Wimperchen. Meistens kommt zu beiden Seiten einer Kontourfeder eine bisweilen lange Fadenfeder vor. Ihr Schaft entbehrt der Äste oder ist am Ende gefurcht. Die zweireihig angeordneten Nebenstrahlen sind nicht knotig und ohne Wimperchen.

Auch an der Stelle, wo sonst der Rumpfsseitenrain liegt, findet sich bei *Spheniscus* obiges Verhalten. Nur schienen mir dort die Fadenfedern seltener zu sein. Die Dunenfedern sind einander ziemlich gleich, sie haben eine Länge von 13—17 mm. Daneben habe ich keine Spur von Fadenfedern auffinden können. Auch den letzten Kontourfedern der hinteren Extremität, da wo die Schuppen anfangen, fehlten die Fadenfedern. — Es ist bemerkenswerth, dass nach STUDER's Mittheilungen<sup>1</sup> sich das Federkleid bei *Eudytes chrysocoma* anders verhält: da sollen die Dunen überhaupt fehlen, während die Kontourfedern als Ersatz einen Afterschaft besitzen. Letzterer fehlt dagegen bei *Spheniscus*. Auch NITZSCH fand beim Pinguin überall Dunen zwischen den Kontourfedern. STUDER's Behauptung, dass das Gefieder des Pinguin sich von dem anderer Vögel dadurch unterscheidet, dass die Federn »nicht in verschiedene Federformen gesondert sind, wie solche bei anderen Vögeln eine Sonderung in Kontourfedern und Dunenfedern bedingen«, trifft also wohl für *Eudytes*, nicht für die ganze Gruppe der *Impennes* zu.

##### *Phoenicopterus antiquorum* (Figg. 1 und 11).

Spinalflur. Neben den Kontourfedern ein Paar längerer Haarfedern, am Ende mit etwa drei Ästen, welche Nebenstrahlen tragen. Neben den dazwischen stehenden schwarzen, 6—9 mm langen Dunen kommen ein bis drei rudimentäre, astlose Haarfedern vor. Die Dunennebenstrahlen sind kaum knotig, gewimpert, eben so wie die Nebenstrahlen der längeren Haarfedern, deren Zellen aber breiter sind als bei den Dunen.

<sup>1</sup> Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXX.

Am Halse fand ich neben jeder Kontourfeder eine Haarfeder. Den Kontourfedern an der Außenfläche des Patagiums kamen mehrere mittelmäßige Fadenfedern zu, deren Fahne sehr verschieden ausgebildet war. Auch hier fand ich neben den zwischenstehenden Dunen kleine Fadenfedern. Eben so waren an den längeren Dunen der Innenfläche des Patagiums solche, auch ganz unverzweigt, vertreten.

An dem Übergang des gefiederten in den beschuppten Theil der hinteren Extremität fehlten bei den Kontourfederchen die Fadenfedern.

*Cygnus olor* (Fig. 17).

Spinalflur. Zwischen den Kontourfedern stehen zwei Arten von Dunenfedern, wie dies bei manchen Schwimmvögeln der Fall. Es finden sich nämlich in jedem von vier Kontourfedern gebildeten Vierecke eine längere, in der Mitte stehende Dunenfeder, und etwa vier kürzere. Die Nebenstrahlen sind stark knotig. Auch neben den längeren Dunenfedern fehlten Haarfedern.

Neben den dichtgedrängt stehenden Steuerfedern kommen längere Haarfedern vor.

Ein neugeborener Schwan zeigte auf der Spinalflur zweierlei Sorten von Federn.

1) Federn von 30—35 mm, mit langem, deutlichem, ziemlich starkem Schaft, welcher zweireihig angeordnete Strahlen trägt, und diese wieder die nicht knotigen Nebenstrahlen; ihre Zellen besitzen Wimperchen. Hyporhachis vorhanden.

2) Federn von 6—15 mm. Schaft sehr kurz, Strahlen also alle beisammen am Ende desselben.

An der Gegend des Rumpfsseitenrains hatten die längsten Embryonaldunen (etwa 20 mm) einen dünnen, aber doch ziemlich weit zu verfolgenden Schaft.

*Dendrocygna arcuata* (Fig. 14).

Spinalflur. Dunen wie bei *Cygnus*. Auch neben den centralen längeren Dunen (15 mm) fehlen die Haarfedern.

Der Rumpfsseitenrain hat längere und kürzere Dunen. Neben den ersteren (22—25 mm) fand ich mehrmals eine mittelgroße, am Ende einige Äste tragende Fadenfeder, dagegen fehlten sie an den kürzeren (12—16 mm).

*Dasia* sp.

Zwischen den großen Steuerfedern, theilweise selbst auf dem Follikel derselben wurzelnd, kommen Dunenfedern von 10—12 mm Länge vor, deren Nebenstrahlen stark knotig sind. Neben diesen Federchen fand ich ein oder zwei Fadenfedern, deren Schaft meistens am Ende gefurcht war. Jeder dieser Äste war mit kurzen, ungegliederten Nebenstrahlen besetzt.

*Phalacrocorax carbo* (Fig. 7).

Die Fadenfedern, welche im Prachtkleide am Nacken vorkommen, sind etwa 20—25 mm lang. Viele sind von oben bis unten mit Nebenstrahlen besetzt, andere, namentlich an den Grenzen der weißen Stelle, haben nur an der Spitze eine kleine Fahne. Die Zellen der Nebenstrahlen sind überall gleich-

breit und gewimpert. Die unteren, dunenartigen Nebenstrahlen der Kontoureffern dieser Gegend sind viel feiner und ein wenig knotig.

Fig. 18.



*Phalacrocorax carbo.*  
Nebenstrahl einer Fadenfeder vom Halse im Prachtkleide.

Die weißen Flecken am Oberschenkel werden von sehr großen Fadenfedern gebildet. In der Mitte des Fleckens erreichen diese eine Länge von 6 cm; nach den Rändern hin werden sie kürzer (4,2 resp. 2 cm), während die schwarzen Kontoureffern im ganzen Flecken etwa 2,5 cm lang sind und also ganz von den Fadenfedern bedeckt werden. Neben jeder Kontouffeder findet man eine derartige lange, und überdies noch ein bis zwei winzige Fadenfedern von gewöhnlichem Bau. Dass die langen Fadenfedern hier auch Häkchen besitzen, wurde schon pag. 565 erwähnt. Die am Rande des Fleckens befindlichen Fadenfedern zeigen nur am oberen Ende eine kleine Fahne, schließen sich also unmittelbar den gewöhnlichen Fadenfedern von *Phalacrocorax* an. Eben solche finden sich auch am Halse und an der Stelle des weißen Fleckens, wenn die Vögel nicht im Prachtkleide sind.

Neben den Dunenfederchen der Spinalflur konnte ich keine Fadenfedern auffinden.

#### *Sterna hirundo.*

Spinalflur. Zu beiden Seiten jeder Kontouffeder finden sich ein bis zwei Fadenfedern, deren Nebenstrahlen ungliedert sind. Neben den Dunen, die zwischen diesen Kontouffedern vorkommen, fehlen die Fadenfedern. Die Nebenstrahlen der Dunen lassen kaum eine Gliederung erkennen und sind ungewimpert.

#### *Grallatores.*

##### *Charadrius uquams.*

An der Spinalflur kommt neben jeder Kontouffeder eine ziemlich kurze Haarfeder vor, an deren Schaft die Nebenstrahlen mehr oder weniger zweireihig angeordnet sind. Neben den Dunenfedern fand ich sie nicht. Die Nebenstrahlen der Dunen sind ziemlich stark knotig, aber am Ende der Zellen kommen keine Zähne vor.

##### *Tringa pugnax.*

Unterflur. Neben den Kontouffedern je eine Haarfeder mit zweireihig angeordneten Nebenstrahlen am Schaft. Auch neben den etwa 12 mm langen Dunenfedern des Rumpfseitenraums kommen Fadenfedern vor, von z. B. 1—1,5 mm Länge, auch mit zweireihig angeordneten Nebenstrahlen. Die Zellen der Dunennebenstrahlen sind wohl am Ende erweitert, aber ungezähnt.

##### *Ardea nycticorax.*

Bei einem noch mit Embryonalunen bekleideten Exemplare trug die Spinalflur eine Art von Erstlingsfedern von 12—15 mm Länge. Sie waren fast doldenförmig und ihre Nebenstrahlen trugen Wimpern.

*Ardea cocoi.*

Neben den Kontoureffern der Spinalflur finden sich mehrere Haarfedern, von denen die längeren am Schafte zweireihig angeordnete Nebenstrahlen besitzen, während die kleineren einfach haarförmig sind. Zwischen diesen Kontoureffern kommen etwa 20 mm lange Dunenfedern vor mit deutlichem Schafte und ungliederten Nebenstrahlen. Auch sie werden von mehreren Haarfedern begleitet, welche aber meistens rudimentär sind; ihr Schaft theilt sich z. B. am Ende bloß in ein Paar Äste und ist ganz farblos. Sie sind etwa 0,6 mm lang.

Auch neben den etwa 28 mm langen Dunen an der Innenfläche des Patagiums kommen einige kleine Fadenfedern vor. Diese Dunenfedern besitzen sehr zahlreiche, nicht knotige Nebenstrahlen.

An beiden Seiten des Rückens finden sich einige Federn von eigenthümlichem Bau. Es sind dies nämlich Kontoureffern, welche nicht nur unten dünne Strahlen besitzen, sondern an der einen Seite von unten bis oben einen dunenartigen Saum. Die betreffenden Äste sind also in ihrer unteren Hälfte mit häkchenträgenden, oben mit dunenartigen Nebenstrahlen besetzt.

Auch zwischen den Puderdunen des Hinterrückens fehlen die Fadenfedern nicht. Sie sind hier aber klein, astlos und am Ende abgebrochen, etwa 0,5 mm lang und 0,013—0,02 mm breit. Eben so verhält es sich an den Brustpuderdunen. Die Puderdunen sind bei dieser Art viel länger als bei *A. purpurea* nämlich bis 50 mm lang.

*Ardea purpurea.*

Auch hier fand ich zu beiden Seiten der Dunen des Rückens ein bis zwei Fadenfedern.

Zwischen den Puderdunen finden sich kleine, farblose, unverzweigte Fadenfederchen von etwa 0,5 mm Länge.

Neben den untersten Federn der Pfoten, da wo schon die Schuppen anfangen, kommen auch noch kleine Fadenfederchen, und zwar ein oder zwei bei jeder Kontouffeder, vor. Etwas höher am Fuße wird ihre Anzahl sofort größer, aber sie sind auch dann meistens noch astlos.

*Crex pratensis.*

Die Spinalflur besitzt nur spärliche Fadenfedern, meistens nur eine auf jeder Seite einer Kontouffeder, von welchen beiden dann die eine viel länger zu sein pflegt als die andere. Die Nebenstrahlen an den zwei bis drei Ästen sind zweireihig angeordnet. Die Zellen ihrer Nebenstrahlen sind überall gleich breit, nur am Ende der Nebenstrahlen mit Wimperchen umgeben. Den Dunenfederchen der Spinalflur fehlten die Fadenfedern. Die Nebenstrahlen dieser Dunen sind knotig.

*Fulica atra.*

Spinalflur. Die längsten Dunen erreichen hier 5—6 mm Länge; neben ihnen kamen keine Fadenfedern vor. Die 8—9 mm langen Dunen der Brustflur fand ich dagegen bisweilen von einer kurzen Haarfeder begleitet. Die nur 3 mm langen Dunenfederchen, welche ebenfalls an der Brustflur zwischen den anderen Federn vorkommen, entbehrten dieser Fadenfedern.

Am Rumpfsitenrain kommen hauptsächlich dreierlei Sorten von Dunen vor, nämlich 1) solche von etwa 25 mm. Diese Dunen haben einen deutlichen



Schaft und Afterschaft; nur hier und da, besonders an der Basis der Nebenstrahlen, sind ihre Zellen am Ende mit knotenartiger Erweiterung versehen, welche vier Zähne trägt. Dies ist besonders auch am Aftershafte der Fall. Am Ende der Nebenstrahlen dagegen sind die Zellen nicht erweitert und nur mit Wimpern versehen. Neben den Dunen dieser Sorte kann eine kleine, mit zweireihig angeordneten Nebenstrahlen besetzte Haarfeder vorkommen. 2) Dunen von etwa 12 mm. Übrigens der vorigen Sorte gleich. 3) Dunen von nur 3 mm, mit kurzer Spule und fast ohne Schaft. Daneben findet sich keine Spur von Haarfedern.

*Otis tarda.*

Am Rücken finden sich neben den Kontourfedern sehr lange (bis  $5\frac{1}{2}$  cm) Fadenfedern, welche nur am Ende mit kleiner Fahne von 2—3 mm Länge versehen sind. Neben den 12—15 mm langen Dunen<sup>1</sup> auf der Spinalflur fand ich keine Fadenfedern. Es sind diese Dunenfedern fast doldenförmig.

Die bis  $3\frac{1}{2}$  cm langen Dunen des Rumpfseitenrains besitzen einen viel deutlicheren Schaft. Es finden sich neben ihnen zuweilen zu beiden Seiten kleine, unverästelte, gebogene oder abgestutzte Fadenfederchen.

Auch neben den untersten Federn des Fußes sind noch kleine Fadenfedern nachweisbar.

*Gallinacei.*

*Meleagris gallopavo.*

An der Spinalflur sind die Fadenfedern sparsam und kurz. Ihr Schaft trägt am Ende einige wenige Strahlen, welche mit Nebenstrahlen besetzt sind. Neben den Dunenfedern des Rumpfseitenrains kann auch eine kurze Fadenfeder vorhanden sein.

Die Nebenstrahlen der Dunen sind nicht knotig, kurz gewimpert.

Die Federn des fast nackten Halses sind offenbar rückgebildete Kontourfedern. Sie haben einen langen Schaft und nur am unteren Ende einige Äste. Zu beiden Seiten einer solchen Feder kommt oft ein noch viel kleineres, ast- und farbloses Federchen vor, welche ich demnach als die Fadenfeder betrachten möchte.

*Gallus domesticus* (Fig. 5).

Die kleinen Kontourfederchen, welche in der papillentragenden Haut in der Nähe des Kammes wurzeln, sind jederseits von einer gut entwickelten, am Ende einige Äste besitzenden Fadenfeder begleitet. Nebenstrahlen fehlen hier aber. Es sind also auch in dieser fast nackten Hautpartie noch die Gruppen von Federn nachweisbar.

An dem Fuße eines Hahnes, der bis unten mit Federn besetzt war, fand ich von Fadenfedern keine Spur. Auch mehr nach oben am Fuße, wo die Schuppen schon nicht mehr auftraten, waren sie nur sparsam und sehr klein.

Dagegen zeigte sich bei einem sogenannten Negerhuhne an der Stelle, wo die Schuppen aufhören, neben den untersten Federn noch immer jederseits eine Fadenfeder.

<sup>1</sup> Ich bin hier in Widerspruch mit NITZSCH und GADOW, nach welchen bei den Otiden Dunen nur auf den Rainen vorkommen würden.

Die Kontoureffern sehen bekanntlich bei dieser Rasse dunenartig aus. Ihre Nebenstrahlen sind nicht knotig; die Zellen derselben am Ende mit vier Zähnen versehen. Diese Zähne schienen mir an den echten Dunen dieser Rasse weniger ausgebildet. Die Äste aller dieser Federn sind hier oft mehrfach verzweigt.

An der Spinalflur finden sich lange Fadenfedern, welche nicht nur oben, sondern auch hier und da mehr nach unten hin Äste mit Nebenstrahlen tragen; letztere zeigen nur Andeutungen von Knoten und sind kurz gewimpert.

Neben den Dunen des Rumpffseitenrains kommen 3—5 mm lange Fadenfedern vor von einfacherem Bau: ihr Schaft trägt nur am Ende einige Äste, welche der Nebenstrahlen entbehren.

*Phasianus torquatus.*

Neben vielen Kontoureffern der Spinalflur kommt eine lange Fadenfeder vor. Ihr Schaft trägt am Ende einige wenige Äste, welche mit Nebenstrahlen besetzt sind.

Auch neben den sehr kleinen Kontoureffern beim Auge kommen noch Fadenfederchen vor; hier sind sie aber meistens unverzweigt. Eben so findet sich neben den untersten Federn des Beines meistens je eine Fadenfeder.

Am rothen, papillenträgenden Kopflappen des ♂ sind neben den sehr kleinen Kontoureffern von etwa 1 mm, welche hier sparsam vorkommen, Fadenfederchen vorhanden, welche auffallenderweise diese Kontoureffern in Länge weit überragen. Sie sind bis 5 mm lang, am Ende entweder nicht oder sehr wenig verästelt.

*Pavo cristatus.*

An der Spinalflur sind neben den Kontoureffern sparsame Fadenfedern vorhanden. Am Ende ihres Schaftes sitzen einige mit wenigen kurzen Nebenstrahlen besetzten Äste. Die Kontoureffern haben einen etwa 20 mm langen Afterschaft. Dunen fehlen hier.

Am Rumpffseitenrain kann neben den Dunen noch eine kleine farblose, am Ende mit drei bis vier nackten Ästen besetzte Fadenfeder vorhanden sein. Auch diese Dunen, welche sich alle gleich verhalten und ca. 35 mm Länge erreichen, besitzen einen Afterschaft; die Zellen ihrer Nebenstrahlen sind überall gleich breit, mit kurzen Wimpern versehen. Am basalen Theile der Äste waren an den dort kurzen und dicken Nebenstrahlen noch einige Hükchen nachweisbar, jedoch viel weniger als bei *Numida meleagris*.

*Pavo muticus.*

An der Spinalflur sind alle Kontoureffern von mittelmäßigen Fadenfedern begleitet: von diesen kommen z. B. jederseits zwei vor. Diese sind dunkel pigmentirt, am Ende mit einigen Ästen versehen, welche aus fast gleich breiten, kurzgewimperten Zellen bestehende Nebenstrahlen tragen. Der Afterschaft dieser Kontouffeder ist sehr kurz (etwa 4 mm, also beträchtlich kleiner als bei *P. cristatus*). Dagegen finden sich hier zwischen den Kontoureffern Dunenfedern von etwa 20 mm mit deutlichem, aber schwachem, etwa 5 mm langem Schaft; ihre Nebenstrahlen sind nicht knotig, mit Wimpern besetzt. Auch neben diesen Dunen kam vereinzelt eine Fadenfeder vor.

Es bildet also *P. muticus* eine Ausnahme von der von NITZSCH (*Ptery-*

lographie, pag. 160) vertretenen Ansicht, dass den Hühnervögeln die Dunen zwischen den Kontourfedern immer fehlen. Hähchen konnte ich an diesen Dunen nicht beobachten.

An den kleineren Kontourfedern des Kopfes waren die Fadenfedern nicht immer vorhanden; eben so sind sie an den Beinen sparsam.

*Numida meleagris.*

Am Rumpfsseitenrain kommen Dunenfedern von 12—17 mm vor; diese besitzen einen mittelmäßigen Afterschaft und ihre Nebenstrahlen sind nur hier und dort knotig. An der Basis der unteren Strahlen fielen deutliche Hähchen an den distalen Nebenstrahlen auf.

Zwischen den Steuerfedern fand ich kleine Dunen von 6—7 mm Länge, welche bisweilen von einer kleinen, rudimentären Fadenfeder begleitet werden. Die Nebenstrahlen dieser Dunen sind nicht knotig und kurz gewimpert. Neben den Steuerfedern selbst kommen sparsame, aber lange Fadenfedern vor.

*Numida ptilonorhyncha* (Fig. 12).

Am Übergang zwischen dem befiederten und behaart aussehenden Theile des Kopfes kommen neben den kleinen Kontourfederchen noch unverzweigte Fadenfederchen vor.

An dem fast kahl aussehenden Theile des Kopfes kommen rudimentäre Kontourfedern von etwa 5 mm Länge und 0,08 mm Breite vor, mit astlosem oder doch nur wenig verzweigtem Schaft. Nur bisweilen sind an diesen Ästen, welche meist am unteren Ende des Schaftes vorkommen, noch einige Nebenstrahlen vorhanden. Jede dieser Kontourfedern wird von zwei bis vier noch viel kleineren (0,5—0,9 mm langen, 0,012 mm breiten) Fadenfedern begleitet.

*Pterocles alchata.*

An der Spinalflur findet sich meist zur Seite jeder Kontourfeder je eine Fadenfeder; diese haben am Ende drei bis vier Äste mit Nebenstrahlen.

An den Füßen tritt unter jeder Schuppe eine kleine Kontourfeder hervor. Hier fehlen die Fadenfedern.

*Columbinae.*

*Caloenas luzonica.*

Neben den Halbdunen am Rande der Unterflur kommt meist je eine Fadenfeder vor; diese hat am Ende des Schaftes einige nackte Strahlen. An den Halbdunen selbst sind nur die unteren Nebenstrahlen knotig; die oberen sind überall gleich breit, gewimpert, aber ohne Hähchen.

An den Steuerfedern sind die Fadenfedern sparsam; meistens ist nur eine solche vorhanden, welche dann aber lang sein kann. Ihre Äste sind mit wenigen kurzen, ungliederten Nebenstrahlen besetzt.

*Goura coronata.*

Fadenfedern finden sich an der Spinalflur nur in geringer Ausbildung. Sie sind sparsam und überhaupt farblos, meistens auch astlos. Dunen fehlen an dieser Stelle.

*Scansores.*

*Corythaix persa.*

Am Rücken (Spinalflur) sind die Haarfedern sparsam (z. B. eine neben einer Kontourfeder), aber ziemlich lang. Am Ende des Schaftes finden sich etwa drei gleich starke Äste, welche grünlich aussehen und an ihrem unteren Ende einige wenige, aber ziemlich lange Nebenstrahlen mit braunem Pigmente tragen. Die Zellen derselben besitzen keine Wimpern.

*Picus major.*

An der Spinalflur finden sich nur wenige Fadenfedern neben den Kontourfedern; bisweilen aber doch zwei an einer Seite. Ihr Schaft trägt häufig am Ende zwei Äste, welche jederseits mit Nebenstrahlen besetzt sind, deren Zellen überall gleich breit und wimperlos sind.

*Pictolophus roseicapillus* (Fig. 16).

Brustflur. Die Kontourfedern besitzen nur spärliche Haarfedern, welche von mittlerer Länge sein können, und entweder keine oder nur wenige (z. B. drei) Äste am Ende tragen. Nebenstrahlen sind nicht da. Zwischen den Kontourfedern kommen Dunen von ca. 15 mm vor, neben denen bald jederseits, bald bloß an einer Seite, eine dünne astlose und farblose Fadenfeder wurzelt. Zuweilen finden sich auch zwei solcher Fadenfedern neben einander. Die Nebenstrahlen der Dunen sind ungemein lang, fein und zahlreich, deutlich knotig.

Neben jeder der Steuerfedern finden sich mehrere Fadenfedern, unter welchen einige längere. Am Ende haben sie einige Äste; Nebenstrahlen fehlen aber. Zwischen den Steuerfedern sind Dunen von 15—20 mm vorhanden, welche ebenfalls von einer oder mehreren Fadenfedern begleitet werden. Diese sind aber astlos und klein.

Zwischen den Puderdunen am Hinterrücken kommen auch gewöhnliche Dunen vor. Neben diesen fand ich mehrmals sehr winzige Fadenfederchen.

*Palaeornis torquatus.*

Neben den ca. 14 mm langen Dunen, welche an der Spinalflur zwischen den Kontourfedern stehen, ist zuweilen jederseits eine astlose, farblose, etwa 0,5 mm lange Fadenfeder vorhanden. Die Dunennebenstrahlen sind sehr zahlreich, fein, und stark knotig. Neben den Kontourfedern sind jederseits ein oder zwei Fadenfedern vorhanden von verschiedenartiger Ausbildung, bald astlos oder nur gegabelt, bald am Ende mit z. B. drei Ästen besetzt, welche Nebenstrahlen tragen. Am Rumpfsseitenrain finden sich Dunen von etwa 13 mm Länge. Sie haben ebensolche Fadenfederchen neben sich wie die Dunen der Spinalflur.

Auch neben den unteren Federn des Fußes finden sich noch Fadenfederchen.

*Platycercus eximius.*

Am Scheitel war an jeder Seite jeder Kontourfeder eine am Ende gegabelte Fadenfeder vorhanden.



*Passeres.*

Bei einem *Kolibri* zeigten sich an der Spinalflur keine Fadenfedern; dagegen waren sie neben den Steuerfedern vorhanden, am Ende war ihr Schaft mit zweireihigen Nebenstrahlen besetzt. Eine solche Feder war im Ganzen nur  $1\frac{1}{2}$  mm lang.

Fig. 19.



*Caprimulgus europaeus.* Nebenstrahl einer Dune der Spinalflur.

*Caprimulgus europaeus* (Fig. 4).

An der Spinalflur waren die Fadenfedern, welche neben den Konturfedern vorkommen, fast alle am Ende gegabelt. Am Afterschafter und den unteren Ästen der Konturfedern sind die Nebenstrahlen ungegliedert, haben auch keine Wimpern oder Zähnnchen.

*Cyanurus pileatus.*

Die Fadenfedern, welche an der Brustflur neben den Konturfedern sparsam vorhanden sind, haben am Ende ihres Schaftes zweireihig angeordnete Nebenstrahlen, deren Zellen überall gleich breit und weder gewimpert noch gezähnt sind.

Neben den großen Steuerfedern kommen jederseits mehrere Fadenfedern vor, welche zuweilen sehr ausgebildet sind, z. B. am Ende vier Äste tragen, welche dicht mit Nebenstrahlen besetzt sind. Zwischen den Steuerfedern, zum Theil auch auf ihren großen Follikeln wurzelnd, kommen kleine 10—15 mm lange Dunen vor, welche einen deutlichen Schaft und knotige Nebenstrahlen besitzen.

Fig. 20.



*Cyanurus pileatus.* Nebenstrahl einer Fadenfeder vom Schwanze.

*Parus biarmicus.*

Hier konnte ich an dem von mir untersuchten Stücken der Spinalflur keine Fadenfedern auffinden. Doch werden sie auch hier wohl nicht ganz fehlen. An den Konturfedern war auffallend, dass viele Nebenstrahlen direkt dem Schaft angeheftet waren.

*Saxicola rubetra* (Fig. 3).

Fadenfedern sind auf der Spinalflur nur spärlich vertreten. Der Schaft trägt am Ende zweireihig geordnete Nebenstrahlen, welche ungegliedert und ungewimpert sind. Der Schaft ist dort öfters ein wenig verdickt und zeigt im Inneren deutliches Mark.

*Turdus merula.*

An der Spinalflur findet sich höchstens eine Fadenfeder neben jeder Konturfeder; diese kann aber eine beträchtliche Länge erreichen. Am Ende des Schaftes sind zweireihig angeordnete Nebenstrahlen vorhanden; Äste fehlen also.

*Amadina chalybeata.*

Jede Kontoureffeder der Spinalflur wird von einer langen Fadenfeder begleitet. Am Ende des Schaftes findet sich jederseits eine Reihe von Nebenstrahlen. Auch den Dunen des Rumpfsseitenrains kommt je eine Fadenfeder zu, welche eben so wie die der Spinalflur gebaut, aber kürzer ist. Die Zellen der Dunen und Nebenstrahlen sind am Ende einigermaßen erweitert, mit wenig entwickelten Zähnchen versehen.

Am Unterflügelrain fand ich neben den Dunen keine Fadenfedern.

*Amadina fasciata.*

Spinalflur wie bei der vorigen Art.

Weder neben den kleinen Kontoureffederchen in der Nähe des Schnabels, noch neben den Mundborsten waren Fadenfedern vorhanden. Die Mundborsten sind offenbar Kontoureffedern, deren Schaft entweder gar keine oder nur am unteren Ende ein Paar Äste mit wenig entwickelten Nebenstrahlen trägt.

*Raptatores.*

*Strix flammea* (Fig. 13).

Junges Thier von 9 cm Rumpflänge. Die Füße sind deutlich beschuppt; hinter jeder Schuppe stehen drei Federn, von welchen die Mittelfeder viel länger (2—2,5 mm) ist als die äußeren (0,35—0,5 mm), welche offenbar Fadenfedern sind. Doch sind auch diese Mittelfedern rudimentär, indem sich nur am unteren Ende des langen Schaftes ein Paar wenig entwickelte Äste zeigen.

An der Schiene fanden sich, obgleich die Schuppen fehlten, ebensolche Gruppen von drei Federn; hier ist aber die Mittelfeder viel mehr ausgebildet und mit einer dunenartigen Fahne versehen. Am Rücken sind die Fadenfedern eben durchgebrochen.

Bei einem erwachsenen Exemplare war von den seitlichen Federn hinter den Fußschuppen nur hier und da eine übergeblieben. Am Rumpfsseitenrain zeigten sich auch neben den Dunenfedern einige Haarfedern, welche fast keine Äste besitzen und der Nebenstrahlen entbehren. Neben den Kontoureffedern der Brust kommen nur sparsame und ziemlich kurze Fadenfedern vor.

*Vultur papa.*

Am Halse kommen deutliche mit Häkchen versehene Kontoureffedern vor, zwischen denen Dunen stehen. Die Kontoureffedern werden von zwei bis vier ganz winzigen Resten von Fadenfedern begleitet. Es sind dies farb- und astlose, am Ende öfters abgestutzte Gebilde.

Die Nebenstrahlen der Dunenfedern sind fast überall gleichbreit, sehr zahlreich und fein. Ihre Zellen tragen am Ende kurze Wimperchen.

Den rudimentären, kleinen Kontoureffedern des Kopfes fehlten die Fadenfedern ganz.

*Aquila audax.*

Neben den Kontoureffedern der Spinalflur finden sich lange Fadenfedern, deren Schaft am Ende einige gleichgroße Äste trägt, welchen ziemlich zahlreiche, ungliederte und kurz oder nicht gewimperte Nebenstrahler aufsitzen.

Den zwischen den Kontourfedern zerstreuten Dunen fehlten die Fadenfedern. Sie besitzen sehr zahlreiche und feine, ungegliederte und ungewimperte Nebenstrahlen.

*Falco tinnunculus. Juvenis.*

Die Spinalflur sowie der Rumpfsseitenrain sind mit etwa 5 mm langen, doldenförmigen Embryonaldunen besetzt, deren zahlreiche Nebenstrahlen ungegliedert und mit Wimperchen besetzt sind.

*Milvus govinda (Fig. 2).*

Brustflur. Neben den Kontourfedern finden sich jederseits zwei oder drei, längere oder kürzere Fadenfedern. Ihr Schaft trägt am Ende zwei bis drei Äste, welche mit zweireihig angeordneten Nebenstrahlen dicht besetzt sind. Zwischen je vier Kontourfedern finden sich mehrere, unter einander nicht sehr verschiedene Dunen von 20—25 mm, deren Nebenstrahlen sehr fein und zahlreich, ungegliedert und fast nicht gewimpert sind. Einmal traf ich auch neben einer Dune noch eine kleine Fadenfeder.

Am vorderen Patagium zeigte sich weder an der Ober- noch an der Unterfläche neben den Dunen eine Spur von Fadenfedern. An den untersten Kontourfederchen des Fußes fanden sich kleine Fadenfederchen vor.

*Ratiten.*

*Struthio molybdophanes (Fig. 10).*

Neben den dicken Schwanzfedern finden sich je vier bis fünf kleine Fadenfedern von 3—15 mm, deren Schaft entweder ganz nackt ist, oder am unteren Ende einige Äste trägt.

Die obere Hälfte des Halses ist mit rudimentären Federn dicht besetzt. Diese haben meistens nur am Grunde des langen, am Ende oft gegabelten Schaftes einige Äste, welche mit kurzen, aber ziemlich breiten Nebenstrahlen besetzt sind. Namentlich an der Kehle war deutlich erkennbar, dass die Federn in alternirenden Gruppen angeordnet waren. Immer stehen um eine längere Mittelfeder von 15—25 mm zwei bis fünf kürzere (3—6 mm) herum. Letztere repräsentieren die Fadenfedern. Diese sind hier also gleichgebildet wie die Mittelfedern der Gruppen; beide gleichen in ihrem Bau den Mundborsten anderer Vögel. An der unteren Hälfte des Halses findet ein allmählicher Übergang statt von den Mittelfedern dieser Gruppen in größere Federn, wie sie sich auch am ganzen Rumpfe finden, während die Fadenfedern dort kleiner (1—2 mm) und weniger zahlreich werden.

Am oberen Ende der Pfoten finden sich zwischen den Andeutungen von Schuppen zerstreute Federehen von 10—15 mm, welche nur am Ende mit kleiner Fahne versehen sind. Auch neben dieser fand ich hier und da noch eine kleine Fadenfeder von ca. 2 mm. Am Rücken und neben den Deckfedern des Flügels kommen nur vereinzelte sehr kleine Fadenfederchen vor; neben den Schwungfedern aber finden sich mehrere, bis 15 mm lange, welche meistens nur aus einem nackten Schaft bestehen.

*Rhea americana* (Fig. 8).

Die Fadenfedern sind hier sehr spärlich und winzig. Sie stellen gebogene, am Ende abgestutzte, astlose Gebilde dar von etwa 0,6 mm Länge und 0,025 mm Breite. Solche finden sich vereinzelt, zuweilen aber auch zu zwei neben den Federn des Schenkels, der Brust, des Halses. Sie sind entweder farblos oder bräunlich.

Neben den untersten Federn des Beines vermisste ich sie ganz.

An den langen Handschwingen sind die Nebenstrahlen meistens ungegliedert, ziemlich breit, und mit ziemlich langen Wimpern besetzt.

*Casuarius westermanni* (Fig. 9).

Am hinteren Theile des Rückens finden sich mehrere Federn mit doppeltem Afterschafte.

Am Rücken sind die Fadenfedern spärlich und klein; selten ist eine Konturfeder jederseits von einer solchen begleitet. Sie sind astlos, gekrümmt bisweilen am Ende abgebrochen, bald farblos, bald braun.

Eben so ist das Verhalten am Halse, doch traf ich hier auch einige mehr ausgebildete Fadenfedern, wie z. B. die in Fig. 9 abgebildete, welche 7 mm lang war und an der nicht allein Äste, sondern selbst Nebenstrahlen bestanden.

Der rothfarbige Theil des Halses trägt rudimentäre Federn, deren Schaft ganz astlos ist oder unten nur ein bis drei Äste trägt. Doch fehlen selbst neben diesen die Fadenfedern nicht. Bald jederseits, bald nur an einer Seite, findet sich neben einem solchen braunen haarähnlichen Federchen noch eine viel winzigere, farb- und astlose Fadenfeder. Somit sind auch hier noch die Federgruppen nachweisbar.

Am Übergange zwischem beschuppten und gefiederten Theile des Beines sind mehrere Federn von ein oder zwei mittelmäßigen Fadenfedern begleitet. Sie sind hier bis 10 mm lang und 0,05 mm breit, schwarz; der Schaft trägt nur unten ein Paar feine, lange Strahlen.

*Apteryx.*

Die Nebenstrahlen der Brust- und Rückenfedern sind aus überall gleichbreiten, am Ende kurz gewimperten Zellen zusammengesetzt.

---



## Besprechung.

Leche, Wilhelm, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Thiergruppe. I. Theil. Ontogenie. Bibliotheca Zoologica. Heft 17. Stuttgart, Verlag von Erwin Nägeli. 1895. gr. 4. 160 S. Mit 19 Tafeln (169 Figuren) und 20 Textfiguren. Einzelpreis *M* 32,—.

In diesem umfangreichen und in jeder Hinsicht vorzüglich ausgestatteten Werke giebt der als Autorität auf dem Gebiete der Morphologie und insbesondere der Odontologie der Mammalia bekannte Verfasser den ersten Theil seiner langjährigen Untersuchungen über das Zahnsystem dieser Wirbelthierklasse; zahlreiche kleinere und größere Abhandlungen in den letzten 20 Jahren, von denen namentlich die 1892 und 1893 im Morphologischen Jahrbuche veröffentlichten Studien hervorgehoben seien, bilden seine Vorläufer. Ein zweiter, noch umfangreicherer Theil, dessen Vorarbeiten schon abgeschlossen sind, soll unter Benutzung der ontogenetischen Ergebnisse die vergleichende Anatomie und Paläontologie des Säugethiergebisses behandeln und dessen Palingenie erschließen. So liegt hier eine Arbeit vor, die bereits Großes leistet und noch Größeres in Aussicht stellt.

LECHE hat für seine ontogenetischen Untersuchungen das sehr reiche Material von 28 Säugethierarten benutzt, und zwar 7 Insectivora (Erinaceus, Eriacus, Sorex, Crossopus, Talpa, Scalops, Condylura), 3 Carnivora (Felis, Canis, Phoca), 4 Chiroptera (Phyllostoma, Desmodus, Vesperugo, Cynonycteris), 6 Marsupialia (Didelphys, Myrmecobius, Perameles, Trichosurus, Phascogale, Haemaphysalis), 5 Edentata (Tatusia pectoralis und hybrida, Bradypus, Tamandua, Manis), 2 Cetacea (Phocaena, Balaenoptera) und Homo sapiens, die meisten in mehreren (bis 11) Stadien, von denen durchweg lückenlose Schnittserien gewonnen wurden. Rodentia und Ungulata wurden absichtlich von der Untersuchung ausgeschlossen, von Prosimiern fehlte ein genügendes Material. Mit der Untersuchung der Säugethiere verband er diejenige von Vertretern der Amphibia (Siredon) und Reptilia (Anguis, Lacerta, Iguana).

Die Darstellung beginnt mit einer Einleitung, welche über den Umfang der gestellten Aufgabe und die kritische Auslese der zu ihrer Bewältigung verwendeten Arbeitsmethoden handelt und zugleich die Fragen fixirt, deren Lösung der Verfasser in Aussicht genommen hat; dieselbe enthält ferner eine objektive historische Darstellung des bisherigen Standpunktes unserer Kenntnis von der Ontogenese der Milch- und Ersatzzähne.

Darauf folgt der specielle Theil, welcher die genaue Beschreibung der an den oben aufgeführten Thieren gewonnenen Befunde giebt; unter denselben

beanspruchen theils durch ausführlichere Behandlung, theils durch höhere Bedeutung für die vorliegende Aufgabe Erinaceus, die Soricidae, Felis, Phoca, Didelphys, Myrmecobius, Halmaturus, Tatusia, Bradypus und Phocaena ein besonderes Interesse. Der Darstellung der Einzelbefunde folgt bei jeder Familie eine verbindende Betrachtung der Ergebnisse und Folgerungen, die sich zu meist zu Resultaten von allgemeinerer und größerer Bedeutung erhebt.

Der allgemeine Theil fasst Alles zusammen und gelangt damit zugleich zur Besprechung der wichtigsten auf dem Gebiete der Odontologie noch schwebenden Fragen und Kontroversen, fast allenthalben zur Lösung derselben nennenswerthe Beiträge liefernd. Namentlich sind es die folgenden Punkte, welche hier behandelt werden: Zahnwall und Zahnfurche; Schmelzleiste und Schmelzkeim; Abschnürung des letzteren von ersterer; Kriterien zur Entscheidung, ob im gegebenen Falle ein Zahn zur ersten oder zweiten Dentition gehört; Begriff der Dentition; verschiedene Wirkungsart der Reduktion in den beiden Dentitionen, Stellung der Molaren zu den Dentitionen; vierte und prä-lacteale Dentition; Entwicklungsgang und Genese der vier Dentitionen (Zahngenerationen) bei den Säugethieren; über die Möglichkeit einer Vermehrung der Zahnanzahl; Verschmelzungshypothese. Den Schluss bildet eine kurze Abwägung der Leistungsfähigkeit der ontogenetischen Forschung für die Aufgaben der Morphologie des Zahnsystems.

Allenthalben verbindet der Verfasser mit der Darstellung seiner Resultate die Besprechung der von anderen Forschern erhaltenen Ergebnisse. Seine Kritik ist hierbei durchweg wohlwollend und anerkennend gegen die Untersuchungen der anderen Autoren, auch wo er mit denselben differirt, streng und gewissenhaft gegenüber der eigenen Arbeit. Dessgleichen begnügt er sich nicht mit der bloßen Reproduktion der durch die ontogenetische Untersuchung erhaltenen Befunde und der daraus zu ziehenden Schlüsse, sondern prüft dieselben allenthalben so weit möglich an der höheren Instanz der vergleichenden Anatomie und Paläontologie; auch sucht er wiederholt die morphologischen Entwicklungsgänge an der Hand der Funktionirungen zu erklären resp. zu veranschaulichen. Nach vielen Seiten hin kann seine Darstellung als ein Muster gelten.

Eine Besprechung des LECHE'schen Werkes muss sich bei dem überaus reichen Inhalte desselben auf einige daraus hervorzuhebende Resultate von allgemeinerer Bedeutung beschränken; hinsichtlich aller Details und zahlreicher anderer dort behandelter Fragen sei auf das Werk selbst verwiesen.

Zahnwall und Zahnfurche, welche in ihrer Existenz und Anordnung bei den Säugethieren sehr variiren, haben keine ursächliche Beziehung zur Zahnentstehung oder Zahnentwicklung, sondern sind für die Konfiguration der Mundhöhle während der zahnlosen Lebensperiode von Bedeutung; dessgleichen hebt LECHE die Selbständigkeit der Lippenfurche gegenüber der Zahnfurche hervor. Mit Nachdruck wird die Unabhängigkeit der Zähne von den sie umgebenden Skelettheilen betont und vor Irrthümern gewarnt, welche dadurch entstehen können, dass die verschiedenen Zähne nach diesen Skelettheilen determinirt und homologisirt werden.

Den wesentlichen Ausgangspunkt für die Entstehung der Zähne bildet die ektodermale Schmelzleiste; aus ihrer labialen Fläche entwickeln sich die Schmelzkeime der einzelnen Zähne und Dentitionen in von einander unabhängiger Weise. Wo die Schmelzleiste tief genug in das Mesoderm einwuchert, ruft sie in demselben eine Verdichtung hervor, welche eine einfache Reaktion

des Bindegewebes darstellt, aber an sich noch nichts mit der Zahngenese zu thun hat. Die Schmelzleiste ist nur die Voraussetzung für die Entstehung der Zahnanlagen. Diese werden erst durch die sich weiter entwickelnden und mit einem Zahnsäckchen sich umgebenden Schmelzkeime ausgebildet, welche sich den mesodermalen Papillen auflagern resp. anlagern und von wirklich formbildender Bedeutung für die Zahnbildung sind; durch die gegenseitige Einwirkung beider Komponenten erfährt hierbei der Schmelzkeim eine successive Umwandlung in ein knospen-, kappen- und glockenförmiges Stadium. Verfasser stellt sich hiermit auf den von BAUME, namentlich aber von RÖSE, von BRUNN und BALLOWITZ geschaffenen Boden und bestätigt deren Untersuchungen durch eigene Befunde; von speciellm Interesse sind seine Angaben über die Reduktionserscheinungen am Schmelzkeime gewisser, des Schmelzes an ihren Zähnen entbehrender Edentaten (*Bradypus*) und Cetaceen (*Balaena*). Unter Umständen können sich auch Zahnanlagen unmittelbar unter dem Mundepithel, ohne direkte Vermittelung der Schmelzleiste anlegen (prälacteale Zähne, gewisse Antemolaren bei verschiedenen Säugethieren); andererseits bekundet die Persistenz des Zusammenhanges zwischen Mundhöhlenepithel und Schmelzleiste eine fortgesetzte Zeugungsfähigkeit der letzteren. Einer Verallgemeinerung der von RÖSE aufgestellten primären und sekundären Schmelzleiste, sowie der von diesem Autor bei verschiedenen Wirbelthieren beschriebenen, frei über das Niveau der Schleimhaut hervorragenden Papillen steht LECHE mit Reserve gegenüber.

Größere Schwierigkeiten bietet die Lehre von den einzelnen Dentitionen oder Zahngenerationen dar. Giebt es bei den Säugethieren verschiedene Dentitionen? Wie kann man unterscheiden, zu welcher Dentition ein Zahn gehört? Wie macht sich die Reduktion in den beiden gewöhnlich angenommenen Dentitionen geltend? Wohin gehören die Molaren? Existiren mehr als zwei Dentitionen und wie steht es um deren Genese?

Der Verfasser hebt vor Allem hervor, dass zur Entscheidung dieser Fragen in den meisten Fällen die Ontogenie nicht genüge; eine umfassende Vergleichung der ontogenetischen Stadien mit möglichst vielen entwickelten Gebissen lebender und fossiler Thiere, eine sehr sorgfältige Abwägung aller hierbei in Frage kommenden Instanzen ist geboten, und gar oft muss man sich mit der Aufstellung von bloßen Wahrscheinlichkeiten bescheiden.

LECHE ist principieller Anhänger der Lehre vom Zahnwechsel und bekannt sich zum Diphyodontismus; den von verschiedenen Autoren vorgetragenen Anschauungen eines Monophyodontismus resp. Scheindiphyodontismus kann er nicht folgen, wenn ihm auch die neueste in dieser Richtung sich bewegende Hypothese (von SCHWALBE) in hohem Grade die Aufmerksamkeit der Forscher verdient. Wo bei Säugethieren Monophyodontismus auftritt, da handelt es sich entweder um mangelhafte Ausbildung resp. um sekundären Ausfall einer Dentition, oder um Verschiebungen der ursprünglich zweireihig stehenden Zähne in eine einzige Reihe in Folge sekundärer Kieferverlängerung.

Zu den zwei gemeinhin aufgestellten Dentitionen (Milchzähne + Molaren und bleibende Antemolaren) kommt aber noch, wie er schon früher (1892) nachgewiesen und wie er im vorliegenden Werke des Specielleren darthut, eine älteste erste, labialwärts gelegene (prälacteale) und eine jüngste vierte, lingualwärts befindliche Dentition hinzu; zumeist nur durch die Anlage von bloßen Schmelzkeimen repräsentirt, kann die erste bei gewissen Marsupialia (*Myrmecobius*, *Macropodidae*, *Phascolarctus*), vielleicht auch bei einzelnen Rodentia (*Lepus*), die letzte bei Insectivora (*Erinaceus*) und Carnivora (*Phoca*)



durch wirkliche verkalkte Zahnrudimente vertreten sein, wodurch auch die bloßen Schmelzkeime bei anderen Vertretern die richtige Beleuchtung erhalten. Hinsichtlich der von einzelnen Autoren mit der prälaetealen Reihe identificirten, von RÖSE aber (nach des Referenten Meinung) wohl mit gutem Rechte als pathologische Gebilde gedeuteten, schmelzlosen Zahnrudimente enthält sich LECHE der Entscheidung. Für die vier Dentitionen, die neuerdings auch von SCHWALBE und auf Grund eigener Untersuchungen von RÖSE acceptirt wurden, schlägt Verfasser die Bezeichnungen Dentitio I, II, III und IV vor (SCHWALBE benennt sie als 0., 1., 2., 3. Dentition).

Mit dem Nachweise dieser vier Zahngenerationen ist die Anknüpfung des Zahnsystems der Säugethiere an den Polyphyodontismus der Reptilien erleichtert, zugleich aber auch die Entscheidung, was bei weniger Zahnreihen als der 1., 2., 3. oder 4. Dentition angehörig zu deuten sei, erschwert. Verfasser giebt auf pag. 150 und 151 eine Übersicht über die bezügliche Reihenfolge bei den Marsupialia und Placentalia, welche ganz besonders der Beachtung des Lesers empfohlen wird. Hinsichtlich der Verhältnisse bei den Marsupialiern theilt er in der Hauptsache die von KÜKENTHAL, RÖSE und ihm selbst früher ausgesprochenen Auffassungen. In der Beurtheilung der selbst innerhalb der einzelnen Familien wechselnden Beziehungen bei den Placentaliern kommt er bald zu einer bestätigenden, bald zu einer abweichenden Stellung gegenüber den Angaben anderer Autoren. Manches, wie z. B. die Beurtheilung der Dentitionen bei den Cetaceen, hält er, unter Angabe von guten Gründen, noch nicht für spruchreif; damit tritt er in Gegensatz zu KÜKENTHAL, der übrigens in einer besonderen, nach dem Erscheinen von LECHE's Werk veröffentlichten Abhandlung seine bezügliche Deutung (im Wesentlichen lacteale Dentition) mit großer Bestimmtheit aufrecht erhält. Innerhalb der Edentaten scheint bald das Milchgebiss (Dentitio II), bald das bleibende Gebiss (Dentitio III) zu prävaliren; doch ist hier noch viel zu untersuchen. Hinsichtlich der Verhältnisse bei den übrigen Placentaliern muss auf das Werk selbst verwiesen werden. — Interessant sind die Angaben über Heterodontie und Homodontie der Säugethiere, wobei die letztere theils als primärer, theils und zumeist als sekundärer, d. h. aus einer früheren Heterodontie der Zähne hervorgegangener Charakter zu beurtheilen ist. Die früheren Dentitionen rekapituliren die paläontologisch älteren Gebisse reiner als die späteren, mehr umgewandelten Dentitionen; mannigfache Belege werden dafür gegeben.

Hinsichtlich der Genese der 4 Zahngenerationen gelangt Verfasser, ausgehend von der sicheren Beobachtung, dass bei den tieferstehenden Mammalia die früheren, bei den höheren die späteren Dentitionen überwiegen, dazu, die beiden ersten Dentitionen in der Hauptsache als Vererbungen von den reptilienähnlichen Vorfahren der Säugethiere, die beiden letzten im Wesentlichen als Neuerwerbe der Säuger aufzufassen; die Dentitio IV wird ihm gewissermaßen zum Zukunftsgebiss (vgl. auch auf pag. 151 und 152 die weiterhin dafür angeführten Gründe). Mit dieser, auch von KÜKENTHAL neustens scharf angegriffenen Auffassung kann sich Referent nicht ganz vereinigen, wenngleich er keineswegs die Gründe gering achtet, welche LECHE zu dieser Folgerung führten. Referent hält wie die meisten neueren Autoren, sämtliche Zahngenerationen für ererbt von den tieferstehenden polyphyodonten Wirbelthieren; die embryonale Schmelzleiste kann er sich nur als ein Gebilde vorstellen, welches die bei diesen funktionirenden Dentitionen ontogenetisch in nuce rekapitulirt, somit in sich die Fähigkeit besitzt, mehrfache Schmelzkeime, und



damit auch Zahnreihen zu erzeugen. Gern aber stimmt er in so weit bei, einerseits, dass bei den tieferstehenden Säugern die älteren, labial liegenden Zahngenerationen (namentlich Dentitio II) allein zu einer besseren Entfaltung gelangten, die jüngeren, mehr lingual befindlichen (Dentitio III und IV) dagegen schon in frühen Anfängen der mammalen Entwicklung einem regressiven Bildungsgange verfielen, andererseits, dass bei den höheren Säugern gerade Dentitio III sich zur dominirenden Reihe entwickelte, Dentitio II aber, zufolge der Unnothwendigkeit und Unzweckmäßigkeit eines mehrreihigen heterodonten Gebisses, im entsprechenden Maße in Rückbildung trat. So verschob sich allerdings in der Phylogenese des mammalen Gebisses der Schwerpunkt seiner Ausbildung nach und nach von außen nach innen; sehr möglich, dass noch ältere uns unbekannte Mammalia eine am besten oder wenigstens recht gut entwickelte Dentitio I gehabt haben, welche successive im phylogenetischen Gange der Entwicklung von Dentitio II und danach Dentitio III abgelöst wurde. Ob auch Dentitio IV in Zukunft in diesen Wettkampf der Dentitionen mit Erfolg eintreten mag, dürfte nur mit großer Vorsicht zu beurtheilen sein; die Möglichkeit soll nicht bestritten werden. Ein embryonaler, abortiv bleibender Schmelzkeim kann an sich in recht abweichender Weise phylogenetisch gedeutet werden: entweder als regressives Gebilde, welches die phylogenetischen Endstadien eines einstmals gut ausgebildeten Zahnes repräsentirt, oder als progressive Bildung, welche den neuen Aufschwung eines lange Zeit hindurch reducirten und brachgelegenen Zahnindividuums bekundet. In den meisten Fällen wird wohl die erstere Deutung am Platze sein, doch wird man auch nicht zu selten an die letztere denken können; die Entscheidung dürfte für jeden einzelnen Fall nur nach einer sehr sorgfältigen und vorsichtigen Abwägung aller hierbei in Frage kommenden Instanzen und bei dem jetzt verfügbaren Materiale auch dann nicht immer mit Sicherheit zu geben sein. Diese Ausführungen mögen zeigen, dass Referent, wenn er auch die LECHE'sche Auffassung von einer eigentlichen Neuerwerbung der Dentitio III et IV nicht theilt, doch dessen an verschiedenen Stellen seines Werkes ausgesprochenen principiellen Anschauungen zustimmt; die genaue Lektüre des LECHE'schen Buches zeigt überhaupt dem aufmerksamen Leser, wie umsichtig und tief der Autor über alle diese Fragen nachgedacht hat.

Ferner wirft der Verfasser die Frage auf: Kann eine Vermehrung der Zahnanzahl bei den Säugethieren stattfinden? und beantwortet sie in bejahendem Sinne. Die von KOLLMANN, RÖSE und ihm bei verschiedenen Mammalia nachgewiesenen Schmelzkeimsprossen, die unter Umständen sich zu ausgebildeten Zähnen entfalten können, sowie KÜKENTHAL's und seine Befunde an dem longimaxillaren Gebisse der Phocidae und Cetacea bestätigen ihm die Entwicklung von neugebildeten Zähnen zwischen den bereits vorhandenen; doch betont er zugleich, dass diese Fälle von den auch zu beobachtenden Vorkommnissen atavistischer Natur wohl zu unterscheiden seien, dass überhaupt vor verfrühten Verallgemeinerungen, vor einer schablonenhaften Behandlung der Frage zu warnen sei.

Noch in anderer Richtung wurde die Vermehrung der Anzahl der Zähne zu begründen gesucht: es ist die bekannte Theorie vom Zerfall resp. der Theilung (Division) mehrspitziger Zähne in ihre einzelnen, einfacher gebauten Theilstücke, welche auf den von ESCHRICHT, GAUDRY und KÜKENTHAL an Cetaceen, aber auch an Edentaten und Pinnipediern gemachten Beobachtungen basirt und insbesondere von dem letzterwähnten Autor weiter ausgebildet wurde.

LECHE acceptirt auch diese Möglichkeit einer Vermehrung, vermag ihr aber nicht die fundamentale Bedeutung beizumessen wie die Anhänger der genannten Theorie.

Zu der Divisionstheorie bildet eine andere Theorie, die von der Verschmelzung (Conerescenz SCHWALBE) einfacher gebauter Kegelzähne zu complicirteren, mehrhöckerigen Zahnbildungen eine gewisse Ergänzung. Dort Auflösung in die einzelnen Komponenten, hier der Aufbau aus denselben. Bekanntlich wurde diese Verschmelzungstheorie von GIEBEL, GAUDRY, MAGITOT, DYBOWSKI, KÜKENTHAL, RÖSE, SCHWALBE u. A. aufgestellt und weiter ausgebildet. Die drei letztgenannten Autoren dürften unter den Neueren die Hauptvertreter derselben sein; wohl unzweifelhafte Verschmelzungsbefunde bei Cetaceen (KÜKENTHAL) und beim Menschen (SCHWALBE) — bei letzterem allerdings pathologischer Natur und in einem Zahngebiete, wo normalerweise keine Verwachsung von Zähnen aus zwei verschiedenen Dentitionen eintritt — bilden den Ausgangspunkt und führen zugleich zu der Hypothese, dass nicht nur die Zähne derselben Dentition, sondern auch die Zähne zweier oder mehrerer Dentitionen mit einander zu complicirteren Gebilden verschmelzen können. KÜKENTHAL tritt in entschiedener Weise für die Verallgemeinerung seiner Befunde ein, wenn er auch nicht verkennt, dass die Ontogenie nur vereinzelte, unangreifbare Beweise dafür geliefert habe; SCHWALBE erblickt in sämtlichen Prämolaren und Molaren des Menschen Verschmelzungsprodukte von Zähnen der ersten und zweiten Reihe (Dentitio II und III LECHE's), wobei ihm und Anderen die einzelnen Höcker der Molaren einzelnen einfacher gebauten Zahnindividuen gleichwerthig sind; RÖSE gelangt in verschiedenen seiner Schriften zu noch weitergehenden Schlüssen. Dieser Conerescenztheorie steht die namentlich von COPE und OSBORN, sowie von RYDER, SCOTT, SCHLOSSER, JAEKEL und anderen Paläontologen begründete und weiter ausgeführte Theorie gegenüber, wonach alle complicirteren Zahngebilde auf dem Wege einer allmählichen Höherentwicklung durch successive Entfaltung von Kronenhöckern und Wurzeltheilungen aus ursprünglichen einfachen Kegelzähnen, somit durch Differenzirung (SCHWALBE) aus denselben hervorgegangen sind.

Die meisten Vertreter beider Richtungen nehmen einen mehr oder minder exklusiven Standpunkt ein. LECHE acceptirt beide Möglichkeiten für die höhere Ausbildung der Zähne, erkennt aber der Höherentwicklung auf dem Wege der Differenzirung eine weitere Verbreitung und allgemeinere Bedeutung als derjenigen durch Verschmelzung zu.

Ohne Frage bildet die Entscheidung, welche Zähne durch Conerescenz, welche durch Differenzirung ihre höhere Ausbildung und Komplikation gewonnen haben, eine der schwierigsten Aufgaben der Morphologie des Zahnsystems; in der weitaus überwiegenden Anzahl der Fälle gehen uns noch die ersten Vorkenntnisse und Methoden ab, welche für diese Entscheidung Ausgangs- und Angriffspunkte darbieten könnten. Abgesehen von den oben angeführten ganz vereinzelt Beispielen, wo der ontogenetische — hinsichtlich seiner palingenetischen Tragkraft immerhin mit Vorsicht zu beurtheilende — Nachweis einer Conerescenz bei Säugethieren gelang, fehlen uns hier noch gesicherte und überzeugende Thatsachen; die von verschiedenen Seiten angeführte, separat beginnende Verkalkung der einzelnen Spitzen des vielhöckerigen Backzahnes dürfte, wie auch schon andererseits hervorgehoben worden, bei der Einheitlichkeit des Schmelzkeimes desselben keine Beweiskraft besitzen. Aber auch die auf vergleichendem Wege ins Feld geführten Vorkommnisse von der Con-

crescenz lophodonter und hypselodonter Zähne etc. gewähren nicht die sichere Überzeugung für die zu beweisende Theorie. LECHE ist somit nach des Referenten Ansicht mit seiner Mahnung zur Vorsicht in der Beurtheilung der einzelnen Fälle gewiss im Rechte. Immerhin mehren sich bei den Säugethieren und bei den anderen Wirbelthieren die Beispiele, welche wenigstens mit einiger Wahrscheinlichkeit einer weiteren Verbreitung der Concrecenz das Wort reden; es sei hier u. A. an das Gebiss der Allotherien (Multituberculaten) und Monotremen erinnert, das gerade bei dem großen Alter und der tiefen Stellung dieser uralten und primitiven Säugethiere von erheblicher Bedeutung ist, weiter an die auch in BURCKHARDT's verdienstvoller Abhandlung angeführten Concrecenzfälle bei Reptilien (Uromastix, Hatteria etc.), fernerhin an die Stegocephalen, Dipneusten, Holocephalen und endlich an die von RÖSE hervorgehobenen Verwachsungen bei Haien (Xenacanthus, Chlamydoselachus) und Gymnodonten. Weitere gründliche Arbeit, in der sich die ontogenetische und vergleichende Methode kombiniren muss, namentlich auch ein genaues Studium der Zahnpulpen und des Verhaltens der in sie eintretenden Nerven mit Rücksicht auf ihren konvergenten oder divergenten Verlauf, dürften zur allmählichen Abgrenzung der Kompetenzgebiete beider Theorien und zur Versöhnung der noch scharf gegenüber stehenden Meinungen führen.

Der am Schlusse von LECHE gegebene Rückblick hebt nochmals hervor, was die bisherige Untersuchung hinsichtlich der Leistungsfähigkeit der Ontogenie im Dienste der Morphologie des Zahnsystems ergeben hat. Die Dienste dieser Disciplin sind nicht zu unterschätzen; manche specielleren Erkenntnisse, welche durch die phylogenetische Forschung nur hypothetisch vorausgesetzt werden konnten, hat sie erst zur gesicherten Thatsache erhoben. Aber im Großen und Ganzen ist ihre Leistungsfähigkeit eine bescheidene und beschränkte; auch können die ontogenetischen Thatsachen, wenn diese allein als Prämissen morphologischer Schlüsse verwandt werden, zu argen Irrungen führen. Wie allenthalben kann auch die Morphologie des Zahnsystems des kritischen Zusammenarbeitens der Ontogenie und vergleichenden Anatomie (nebst Paläontologie) nicht entrathen, und auf letztere ist hierbei der Schwerpunkt zu legen.

Mit dem hier vorliegenden ersten Theile seines Werkes hat LECHE der morphologischen Welt eine Gabe dargeboten, für die ihm aufrichtiger Dank gebührt. Hoffen wir, dass die großen Erwartungen, zu welchen der zweite, die vergleichende Anatomie und Paläontologie enthaltende Theil berechtigt, durch ein baldiges Erscheinen desselben erfüllt werden!

Max Fürbringer.

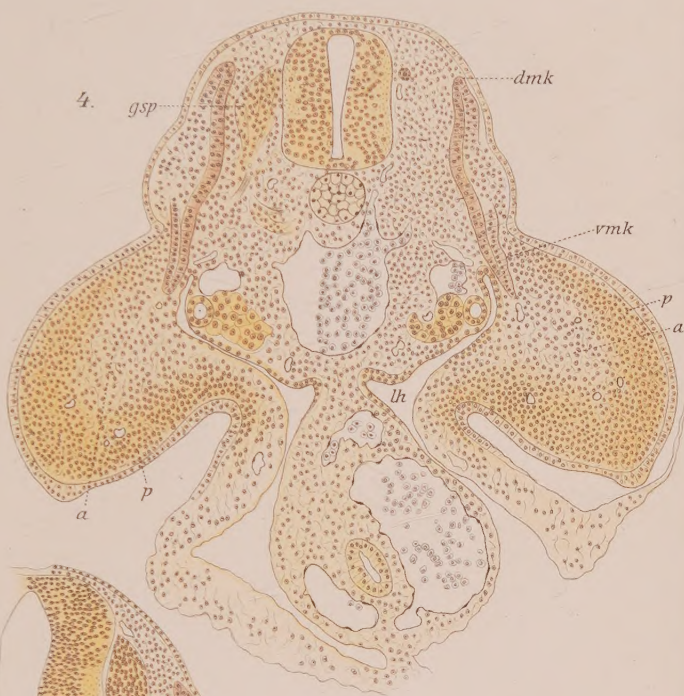




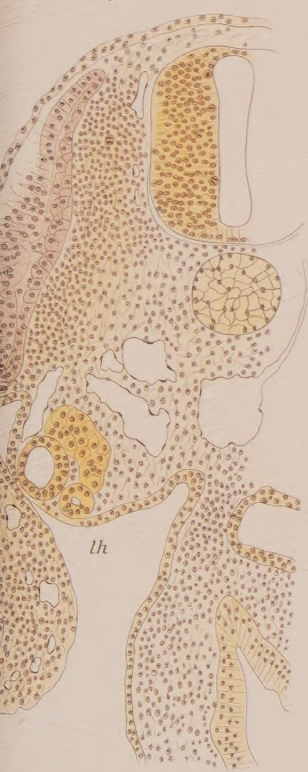




5.



4.



8.



